

Zur Wirkung der Schwerkraft auf
die taktilkinaesthetische Raum –
orientierung des Menschen

Cornelia Fitger

1975

Zur Wirkung der Schwerkraft auf die taktil-
kinaesthetische Raumorientierung des Menschen

Inaugural - Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der
Fakultät für Biologie
der
Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt
von
Cornelia Fitger
aus
Bremen

Oktober 1974



1. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Schöne
 2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Autrum
- Tag der mündlichen Prüfung: 24. 1. 1975

Ich danke Herrn Prof. Dr. Schöne für die Überlassung des
Themas, des Arbeitsplatzes und für zahlreiche klärende
Diskussionen.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551905_0082

<u>A. Einführung</u>	1
I. Allgemein	"
II. Taktil-Kinaesthetisch	2
IIIa) Labyrinth	4
b) Somatorezeptoren	8
c) Gehirn	10
IV. Voraussetzungen und Hypothesen	"
 <u>B. Methode</u>	 12
I. Definitionen und Abkürzungen	"
II. Apparatur und Methode	13
 <u>C. Versuche</u>	 16
<u>Serie I "Kopf oben bis Kopf unten"</u>	"
1) Fragestellung	"
2) Durchführung	"
3) Ergebnisse	"
4) Besprechung der Ergebnisse	18
5) Zusammenfassung	21
 <u>Serie II "Rechts - Links"</u>	 "
1) Fragestellung	"
2) Durchführung	22
3) Ergebnisse	"
4) Besprechung der Ergebnisse	23
5) Zusammenfassung	25
 <u>Serie III "Gewicht"</u>	 "
1) Fragestellung	"
2) Durchführung	"

3) Ergebnisse	26
4) Besprechung der Ergebnisse	"
5) Zusammenfassung	28

<u>D. Diskussion</u>	29
----------------------	----

<u>E. Zusammenfassung</u>	34
---------------------------	----

<u>F. Literatur</u>	
---------------------	--

<u>Abbildungen</u>	
--------------------	--

A. Einführung

I. Allgemein

Diese Arbeit soll einen Beitrag liefern zum Verständnis der taktil-kinaesthetischen Reizverarbeitung bei der Orientierung des Menschen in seiner Umgebung. Insbesondere soll die Beziehung taktil-kinaesthetisch wahrgenommener Objekte zur Schwerkraft untersucht werden. In der großen Anzahl von Arbeiten, die sich mit dem Einfluß der Schwerkraft auf die menschliche Raumorientierung befassen, gelten weitaus die meisten der Aufrechterstellung des ganzen Körpers (Garten 1920, nach Howard u. Templeton 1966; Gibson u. Mowrer 1938; Witkin 1949; Passey u. Guedry 1949; Passey 1950; Pearson u. Hauty 1960; Solley 1960; Schöne 1962; Clark u. Graybiel 1964) und vor allem der Beurteilung visuell wahrgenommener Objekte in Bezug auf die Schwerkraft (Aubert 1861; Müller 1916, nach Bischof 1966; Fischer 1927, 1930a, b; Gibson u. Mowrer 1938; Asch u. Witkin 1948; Schöne 1962; Miller u. Graybiel 1963; Miller et al. 1965; Graybiel et al. 1967; Clark u. Graybiel 1967; Schöne u. Udo de Haes 1968; Wade 1968, 1969, 1973; Udo de Haes 1970a,b). Zweifellos sind dieses unter normalen Umständen die augenfälligeren und häufigeren Orientierungsvorgänge, dennoch darf die Möglichkeit, auch über taktile und kinaesthetische Reize ein Bild von der Umwelt zu gewinnen, nicht übersehen werden. Gegebenenfalls kann auf diese Weise sogar die optische Orientierung ausreichend ersetzt werden (Ein Taubblinder etwa, dessen gesamtes Innenohr zerstört ist, oder ein Labyrinthgeschädigter im Dunkeln kann sich nur auf diese Weise zurechtfinden. Beiden fehlt sowohl die optische wie die vestibuläre Information, dennoch sind sie keineswegs völlig desorientiert. - Fischer 1930b; Cooksey 1946, nach Howard u. Templeton 1966; Miller u. Graybiel 1963; Clark u. Graybiel 1964, 1966, 1967; Kapteyn u. de Wit 1972).

Den zugrundeliegenden Orientierungsmechanismus so genau wie möglich zu kennen, ist aber von größtem Interesse für alle Tätigkeiten unter veränderten Schwerkraftbedingungen (z.B. unter Wasser, wo der Auftrieb taktile Wahrnehmungen reduziert, oder beim Fliegen, wo zeitweilig starke Beschleunigungen und even-

tuell - beim Raumflug - anschließend Schwerelosigkeit auftreten).

Zur Einführung in die Fragestellung sollen zunächst die Begriffe "taktil" und "kinaesthetisch" kritisch betrachtet werden (II). Anschließend wird ein kurzer Überblick über die aus der Literatur bekannten Ergebnisse zur Bedeutung des Labyrinths (IIIA), der kinaesthetischen Wahrnehmung (IIIB) und der Substrate einer möglichen Verrechnung beider Sinnesinformationen im Gehirn (IIIC) gegeben, soweit sie mein Thema berühren. Die daraus formulierten Hypothesen (IV) bilden den Schluß des 1. Teils (A.).

II. "Taktil-Kinaesthetisch"

Über die Bedeutung der Ausdrücke "taktil" und "kinaesthetisch" herrschen in der Literatur recht unterschiedliche Vorstellungen. Insgesamt handelt es sich hier um Reizeindrücke aus den Gelenken, Muskeln und Sehnen, der Haut und den tiefer liegenden Geweben. Rezeptoren und Wahrnehmungen sind jedoch so verschieden (Rose u. Mountcastle 1959; Howard u. Templeton 1966; Andres u. v. Düring 1973), daß man sie nicht einer einzigen Sinnesmodalität zuschreiben kann (etwa dem klassischen "Tastsinn". Gibson 1962; Kornhuber 1972). Zu einer gewissen Verwirrung trägt bei, daß man sie dennoch meistens gemeinsam betrachtet, u.a. deshalb, weil die Afferenzen aus Haut und Gelenken im ZNS in ähnlicher Weise und in denselben synaptischen Regionen verarbeitet werden (Rose u. Mountcastle 1959).

Als taktile Reize werden noch verhältnismäßig einheitlich solche bezeichnet, die durch Haarabbiegen oder Verformung der Haut (ohne deren Verletzung) entstehen, d.h., durch Berührung und leichten Druck (Rose u. Mountcastle 1959; Ruch 1950; Gibson 1962). Der Begriff "Kinaesthesia" wird im allgemeinen in der erweiterten (ursprünglich "Bewegungssinn", Bastian 1880, nach Ruch 1950; Collins 1967) Bedeutung verwandt als Wahrnehmung von Bewegung und Position von Körper und Körperteilen durch Rezeptoren in Muskeln, Sehnen und Gelenken (Ruch 1950; Howard u. Templeton 1966; English u. English 1968; Großer Brockhaus 1955). Er wurde gelegentlich angegriffen als zu ungenau (wegen der

Einbeziehung von Muskelreizen, Bischof 1966, ebenso von Gibson 1962, der außerdem kritisiert, er impliziere, daß es sich um einen einheitlichen Sinn handle). Da inzwischen mehrfach gezeigt wurde, daß unter bestimmten Bedingungen Muskelafferenzen sehr wohl zur Bewegungs- und Positionswahrnehmung beitragen können (Browne et al. 1954; Collins 1967; Eklund 1972; Goodwin et al. 1972; McCloskey 1973), ist der Haupteinwand gegen diesen Ausdruck entkräftet. (Daß "Kinaesthesia" von manchen Autoren gerade deshalb bevorzugt wurde, weil sie angeblich den "Muskelsinn" nicht umfasse, - Rose u. Mountcastle 1959; Collins 1967 - zeigt, daß das Wort gelegentlich einfach undefiniert wurde, weil man lange Zeit annahm, daß Muskelrezeptoren nicht der Wahrnehmung dienen könnten. Bastian schloß sie ausdrücklich in seinen Begriff mit ein.) Im Englischen wird vielfach die Bezeichnung "kinaesthesia" synonym mit "proprioception" gebraucht (Ruch 1950; Collins 1967; English u. English 1968), obwohl diese mehr die Reizung anspricht, jene aber mehr auf das Verhalten gerichtet ist (Howard u. Templeton 1966). Es läßt sich etwa sagen: Kinaesthetische Wahrnehmungen werden über Propriozeptoren vermittelt.

Zu den Propriozeptoren wurde ursprünglich auch der Vestibularapparat gezählt (Sherrington 1906, nach Ruch 1950), welcher heute allgemein als eigenes System behandelt wird. Andererseits werden vielfach Rezeptoren der Tiefensensibilität - eigentlich "Interzeptoren" - (Abercrombie et al. 1961; Kornhuber u. Aschoff 1964; Burkhardt 1969) sowie der Körperdecke - eigentlich "Exterzeptoren" (Burkhardt 1969) - auch als Propriozeptoren bezeichnet. (Dietrich u. Stöcker 1968 setzen sogar Propriozeptoren den Tastsinnesorganen gleich!)

Wegen der Unklarheiten in diesen Begriffen möchte ich im folgenden nicht diese, sondern da, wo es sinnvoll erscheint, Rezeptoren der taktilen und kinaesthetischen Wahrnehmung zusammenzufassen, die Bezeichnung "Somatozeptoren" verwenden (in dem Sinne, wie auch Schöne u. Udo de Haes 1971). Ich halte mich dabei an die Einteilung Ruchs (1950), der Tiefen- und Oberflächen-sensibilität zusammen als "somaesthesia" beschreibt. (Gibson setzt übrigens wieder "proprioception" mit "somaesthesia" gleich!)

Allerdings halte ich es für wenig sinnvoll, grundsätzlich nur eine Bezeichnung für beide Wahrnehmungsarten zu verwenden, wie z.B. Howard u. Templeton (1966), die zu Kinaesthesis auch Berührungs- und Druckreize aus der Haut rechnen. Noch weniger vernünftig scheint es mir, beide Bereiche als "touch" zusammenzufassen (Rock u. Victor 1964). Es ist ein grundsätzlicher Unterschied zwischen der Information über die Stellung eines Fingers zur Hand oder eines Beines zum Rumpf und der Information über die Struktur eines Objekts, die nur durch direkte Berührung gewonnen werden kann. Allenfalls ließen sich beide Arten der Wahrnehmung gemeinsam als "haptische" bezeichnen (Gibson 1962; Millar 1972), wobei aber die aktive Komponente des Tastens (im Unterschied zur rein passiven Berührung, engl. "active" und "passive touch") notwendig ist. In diesen Bereich gehören die von mir untersuchten Wahrnehmungen.

IIIa) Labyrinth

Es ist bekannt, daß sowohl bei der Einschätzung der eigenen Körperposition wie bei der Ausrichtung von visuell wahrgenommenen Objekten zur Schwerkraft das Labyrinth eine wichtige Rolle spielt (Fischer 1930b; Schöne 1962; Clark u. Graybiel 1964; Graybiel u. Kellogg 1967; Udo de Haes 1970a,b; Wade u. Schöne 1971; Schöne u. Wade 1971; Schöne u. Udo de Haes 1971). Ob es aber auch für entsprechende taktil-kinaesthetische Einstellungen von Bedeutung ist, wurde bisher entweder überhaupt nicht oder nur beiläufig in Betracht gezogen (Wapner u. Werner 1952; Bitterman u. Worchel 1953; Sandström 1956; McFarland et al. 1962; Bauermeister et al. 1964; Bauermeister u. Wapner 1967). Die Frage nach einer möglichen Beteiligung des Labyrinths an dieser Orientierungsart verdient deswegen eine besondere Prüfung. Die besser untersuchte entsprechende visuelle Orientierung eignet sich dabei gut zu einem Vergleich.

Die folgenden Merkmale führten dort zur Annahme einer Labyrinthmitwirkung:

Die Einstellungen beidseitig und einseitig (hier zumindest kurze Zeit nach der Operation) Labyrinthgeschädigter weichen deutlich von denen Gesunder ab (Fischer 1930b; Miller u. Graybiel 1963;

Friedman 1971). Ebenfalls sehen Zeitverlauf und Varianz der "oculogravic illusion"¹⁾ sowie die Unterschiede zwischen "trockenen" und Unter-Wasser-Einstellungen bei (beidseitig) Labyrinthgeschädigten anders aus als bei Normalen (Clark u. Graybiel 1966; Graybiel et al. 1968). Die E- und A-Effekte²⁾ bei Neigungen bis 90° sind bei labyrinthgeschädigten Vpn größer als bei Gesunden, treten bei anderen Neigungswinkeln und mit größerer Varianz auf (Miller et al. 1966). (Einstellungen teilweise Blinder dagegen zeigen bei Neigungen bis 30° keine Unterschiede zu denen Gesunder. Clark u. Graybiel 1968). Reaktionen auf Schwerkrafterhöhung (Zentrifugieren) zeigen bei Labyrinthgeschädigten einen anderen Verlauf als bei Gesunden (Miller u. Graybiel 1966). Unter-Wasser-Versuche bringen (bei Gesunden) wenig veränderte Einstellungen gegenüber "trockenen" (Schöne 1964; Wade 1973). Die bei Zentrifugieren veränderte Einstellung der SV zeigt, daß eine Kraftgrößenänderung subjektiv als Kraftrichtungsänderung interpretiert wird. Sie läßt sich durch die Scherungsänderung im Utriculus erklären (Schöne 1962; Schöne, Parker, Mortag 1967; Schöne u. Udo de Haes 1971). Das häufig gefundene Auftreten von E-Phänomenen bei Neigungen bis ca. 50° und A-Phänomenen bei größeren Neigungen wird von Schöne (1962) als Ausdruck der Scherung im Utriculus des Labyrinths gedeutet.

1) Bei Zentrifugieren mit Richtungsänderung des Kraftvektors zur Vp resultiert ein Gefühl seitlicher Neigung, wobei die optische Umgebung "mitgenommen" wird. (Zuerst beschrieben von Purkinje 1820; "oculogravic illusion" benannt von Graybiel 1952. - Vgl. Howard u. Templeton 1966. - "Illusion" ist insofern unzutreffend, als ja der - von der Vp einzig wahrnehmbare - Kraftvektor tatsächlich nicht nur zu ihr sondern auch zur von ihr wahrgenommenen optischen Umgebung verändert wird, d.h. physikalisch gesehen, Person und Umgebung relativ zum Kraftvektor wirklich geneigt werden.)

2) E-Phänomen = Abweichung der subjektiven Einstellungen von der "richtigen" Richtung entgegengesetzt der eigenen Neigung, häufig bei Neigungen bis ca. 60° . A-Phänomen = Abweichung in Richtung der eigenen Neigung, häufig bei Neigungen $> 60^\circ$.

Auf den letzten Punkt muß hier etwas näher eingegangen werden: Ein Vergleich der zahlreichen Aussagen über A- und E-Phänomene wird dadurch erschwert, daß zum Teil die Versuchsbedingungen mangelhaft angegeben³⁾ oder nur teilweise konstant gehalten wurden⁴⁾ oder die Zahl der Vpn stark verschieden war⁵⁾ und vor allem mit sehr verschiedenen Apparaturen gearbeitet wurde. Gerade dieser Faktor aber scheint wichtig für die Ausprägung von E- und A-Phänomenen zu sein. Bei genauem Vergleich stellt sich heraus, daß die aktive oder passive Stellung der Vp, d.h. der aktive Muskeleinsatz von Bedeutung sein muß⁶⁾. Außerdem

³⁾ Bauermeister u. Wapner 1967; Sandström 1956, sagen nicht genau, ob ihre Vpn sitzen oder stehen.- Vielfach wird nichts über die Anzahl der Einstellungen gesagt, was aber bei jeder Mittelwertbildung wichtig ist, da meistens Änderungen in der Zeit eintreten.

⁴⁾ Miller et al. 1965; Miller et al. 1966; Clark u. Graybiel 1967, z.B. scheinen keine zeitliche Kontrolle der Einstellungen vorgenommen zu haben. - Die Kopfneigung in der Sagittalebene wird in Seewiesen durch ein Beißbrett fixiert. Werner, Wapner und Mitarbeiter geben nie etwas derartiges an, Miller, Graybiel und Mitarbeiter nur selten.

⁵⁾ Daß Werner et al. (1951) mit 40 Vpn, Clark u. Graybiel (1967) dagegen nur mit 10 (davon nur 5 zu einem direkten Vergleich geeignet) arbeiteten, erschwert z. B. einen Vergleich, der gerade bei diesen beiden Arbeiten interessant ist, weil sie mit ganz ähnlichen Versuchsmethoden zu sehr verschiedenen Ergebnissen kommen.

⁶⁾ Kleint (1937) fand eine Neigung der SV zu der Seite, wo eine Muskelspannung von der Vp ausgeübt wurde (z.B. durch Gewichtheben). - Kopfneigung scheint regelmäßig stärker in Richtung des E-Phänomens gehende Abweichungen zu erzeugen als Körperneigung. Vgl. Sachs u. Meller 1903; Fischer 1927; Wade 1968, 1969; Schöne u. Udo de Haes 1968.- Aktives Abbiegen des Oberkörpers erzeugt ein größeres E-Phänomen als passives, d.h. mit Unterstützung (Werner et al. 1951).

scheint das Angebot an taktilen Reizen eine Rolle zu spielen⁷⁾. Diese Variablen beeinflussen die genannten Abweichungen, haben aber nichts mit dem Labyrinth zu tun. Hinzu kommt, daß das Auftreten beider Effekte - Überkompensation und Unterkompensation - offenbar nicht an ein gesundes Labyrinth gebunden ist⁸⁾. Ein deutlicher Unterschied zwischen Labyrinthgeschädigten und Normalen ist allerdings zu sehen, wenn man das Ausmaß der Abweichungen und die Körperlage, wo sie auftreten, vergleicht (Miller et al. 1966; Miller u. Graybiel 1966). Diese Ergebnisse würden der Erklärung Schönes (s.o., Scherung im Utriculus) noch nicht widersprechen, solange E-Phänomene mit kleineren, A-Phänomene aber mit größeren Neigungen verbunden bleiben. Nun zeigt aber Sandström (1956) bei gesunden Vpn, daß auch genau das umgekehrte Verhältnis möglich ist: A-Abweichung bei geringerer Neigung und E-Abweichung bei größerer⁹⁾ (ebenso eine der Vpn bei Miller et al. 1965; andere Hinweise in diese Richtung zi-

7) 90° seitlich gestreckte Lage brachte ein doppelt so großes A-Phänomen wie dieselbe Lage durch Stuhlneigung (Miller et al. 1965, dort Zitat von ähnlichen Befunden anderer Autoren). - Versuche in unserem Seewiesener Drehbett bringen viel mehr A-Phänomene als Versuche anderer Autoren mit Kippstühlen (Schöne 1962; Schöne u. Udo de Haes 1971; Wade 1973). - Werner et al. (1951) brachten andere Ergebnisse mit sitzenden Vpn bei aktiver seitlicher Neigung als Clark u. Graybiel (1967) mit stehenden.

8) Bárány (1921) und Feilchenfeld (1903) - nach Howard u. Templeton 1966 - Miller u. Graybiel (1963) fanden A-Phänomene bei Labyrinthgeschädigten, Fischer (1930b), Miller et al. (1966), Miller u. Graybiel (1966) E- und A-Phänomene.

9) Dazu und zu den Befunden bei Labyrinthgeschädigten paßt auch die einfache Erklärung von Groberg et al. (1969) nicht, daß sich bei Vorherrschen der vestibulären Einflüsse E-Effekte ergäben und A-Effekte bei Vorherrschen von propriozeptiv-kinaesthetischen! - Grundsätzlich muß zu beiden Phänomenen gesagt werden, daß nicht die Abweichung von den objektiv richtigen Werten in die eine oder andere Richtung das wesentliche ist, sondern das Problem, wieso gering Neigungen leicht überschätzt werden, große dagegen unterschätzt - und gelegentlich auch umgekehrt.

tiert bei Bischof 1966: Schmidt 1938, Mann 1951).

Es gibt also sicherlich ~~verschiedene~~ verschiedene Ursachen für Abweichungen der Art von E- und A-Phänomenen. Deswegen möchte ich in meiner Untersuchung dem Auftreten von E- und A-Phänomenen, also den Abweichungen der Kurven von der "richtigen" SH-Einstellung weniger Gewicht geben, da sie keine eindeutige Information über einen Labyrintheinfluß liefern.

Für die schwerkraftbezogene Einstellung eines Körperteils oder eines durch Sinnesorgane des eigenen Körpers wahrgenommenen Objekts ist als Eingang die Lagebeziehung einmal zwischen Objekt (bzw. Körperteil) und Körper und zum anderen zwischen Körper und Schwerkraft zu erwarten. Zur Registrierung der letzteren trägt bekanntlich der Statolithenapparat des Labyrinths wesentlich bei. Es wäre deshalb anzunehmen, daß auch bei der t.-k. Ausrichtung eines Objekts zur Schwerkraft Labyrinthmeldungen eine entscheidende Rolle spielen.

IIIb) Somatorezeptoren

Die nicht sehr zahlreichen Arbeiten über die Ausrichtung taktil-kinaesthetisch wahrgenommener Objekte zur Schwerkraft führen meistens zu dem Schluß, daß kein grundsätzlicher Unterschied zwischen diesem und dem optischen Mechanismus zur Vertikalenfindung bestünde (Wapner u. Werner 1952; McFarland et al. 1962; Bauermeister u. Wapner 1967; Hazlewood u. Singer 1969). Nun gibt es aber doch genügend Hinweise, daß das System der taktil-kinaesthetischen Raumwahrnehmung in vieler Hinsicht anders organisiert ist, als das der optischen¹⁰⁾.

¹⁰⁾ Kein Transfer beim Lernen von Formen (Ettlinger 1960), Veränderung des Gefühls für Form und Größe bei optischer Veränderung durch Prismen (Rock u. Victor 1964), Wahrnehmung eines Winkels haptisch kleiner als optisch (Appelle 1971), Abstandsmessung haptisch und optisch unterschiedlich (Millar 1972; Cheng 1968), Wahrnehmung der "Horizontal-Vertikal-Illusion" haptisch und optisch verschieden (Deregowski u. Ellis 1972; Fry u. Craven 1972).

Außerdem ist anzunehmen, daß die verschiedenen Somatorezeptoren, deren Reizung z.T. ebenfalls durch die Schwerkraft beeinflußt wird, eine wesentliche Rolle spielen. (Überlegungen in diese Richtung finden sich bereits bei Sachs u. Meller 1903, die aber später, soweit mir bekannt, nicht wieder aufgegriffen worden sind.)

Mit Hilfe von Gelenkrezeptoren können Stellung und Bewegungsrichtung von Gliedmaßen im Verhältnis zum Körper sehr genau gemessen werden (Rose u. Mountcastle 1959; Kornhuber 1972).

Zur Frage der Muskelbeteiligung an kinaesthetischer Wahrnehmung stellte schon Loeb (1890, nach Howard u. Templeton 1966) fest, daß Bewegungen unterbewertet werden, wenn sie mit leicht kontrahierten Muskeln ausgeführt werden und überbewertet bei stärkerer Kontraktion. Eine ganze Reihe weiterer Arbeiten bestätigten, daß das Urteil über das Ausmaß einer Armbewegung von der jeweiligen Muskelbelastung mitbestimmt wird (Howard u. Templeton 1966; Collins 1967. Auch Schwereelosigkeit - im Raumflug - wirkt sich auf t.-k. Einstellungen aus, wie Miller u. Graybiel von Yegorov und Pavlov berichten, 1973). Daß Muskelrezeptoren zur Positionsmeldung eines Gelenks beitragen können, ist lange Zeit bestritten worden (z.B. v.Holst 1956; Rose u. Mountcastle 1959; Kornhuber 1972), u.a. auch deshalb, weil sie keine Bahnen zum Cortex hätten und ihre Reizung nicht zu Empfindungen führten. Projektionen zur Area 3a und zum senso-motorischen Cortex sind bei Katzen (Oscarsson u. Rosén 1963, 1966) und Affen (Lamarre u. Liebeskind 1965; Albe-Fessard u. Liebeskind 1966; Phillips et al. 1970), zum senso-motorischen Cortex bei Menschen (Goto et al. 1968, nach Kato u. Tanji 1972) gefunden worden. Andererseits konnten Browne et al. (1954), in neueren Arbeiten Eklund (1972), Goodwin et al. (1972) und McCloskey (1973) zeigen, daß unter bestimmten Bedingungen auch Muskelreizung den Bewegungs- und Positionssinn beeinflußt. Ausschlaggebend ist dabei, daß der Muskel kontrahiert, also aktiv beteiligt ist

(was übrigens bereits Bergmark 1903, bemerkt¹¹⁾).

Schließlich wiesen Kato u. Tanji (1971) sogar eine willkürliche Kontrolle über einzelne motorische Einheiten nach und kamen zu dem Schluß, daß diese sehr wahrscheinlich über Muskelrezeptoren erfolge.

IIIc) Gehirn

Der Ort einer möglichen Verrechnung der Informationen von vestibulären und somatosensorischen Rezeptorsystemen im Gehirn ist noch nicht eindeutig gefunden. Als vestibuläre Repräsentation im Cortex wurde für den Menschen von Hassler (1948) die Area 3a, von Penfield (1957) der Lobus temporalis, nahe dem akustischen Feld, vermutet. Da in der Area 3a ebenfalls Muskelaferenzen der Extremitäten repräsentiert sind (Oscarsson u. Rosén 1963, ebenso Hassler 1959, nach Kornhuber 1972, Philipps et al. 1970), wäre eine Verrechnung beider Reizmodalitäten an dieser Stelle nicht unmöglich. Als wahrscheinlicher für diese Aufgabe bietet sich dagegen die Area 2 an, die, zwischen SI und SII gelegen, von Fredrickson et al. (1966) bei Affen als primäres vestibuläres Projektionsfeld nachgewiesen wurde und entsprechend auch für den Menschen angenommen wird (Kornhuber 1972). Dieselben Autoren und Schwarz u. Fredrickson (1971) fanden in diesem Gebiet Antworten auf Gelenkbewegungen und Muskeldruck in den Gliedmaßen und vermuten deshalb hier ein Substrat für die Verrechnung bewußter Orientierungsvorgänge.

IV. Voraussetzungen und Hypothesen

Für eine eingehendere Untersuchung der t.-k. Orientierung ergibt sich das grundsätzliche Problem, daß es nahezu unmöglich

¹¹⁾ Er zitiert Ransom (1892), daß der "Muskelsinn" etwas verbessert sei bei durch Reizung kontrahiertem Muskel. Er selbst stellt fest, daß der Ausfall der Wahrnehmung von passiver Bewegung häufiger vorkomme und länger andauere als der von aktiver.

ist, die einzelnen Systeme zur Schwerkraftwahrnehmung getrennt zu betrachten: Bei Neigung des gesamten Körpers wird die Reizung des Labyrinths und der Somatorezeptoren verändert, bei Neigung des Kopfes die des Labyrinths und der Halsrezeptoren, bei Neigung des Rumpfes allein die der Rumpf- und Halsrezeptoren. Bei Einstellungen mit der Hand (die für taktil-kinaesthetische Untersuchungen fast ausschließlich herangezogen werden) ist außerdem bei jeder Veränderung der Körper- oder Rumpflage die räumliche Beziehung zwischen Hand, Rumpf (bzw. Kopf) und Schwerkraft eine andere. Welche der jeweils veränderten Variablen für eine veränderte subjektive Einstellung verantwortlich ist, läßt sich deshalb nicht auf direktem Wege ermitteln. Als wirksame Methode, einen Teil dieser Schwierigkeiten zu umgehen, bietet sich die Arbeit mit der Zentrifuge an. Denn, wie man seit den Untersuchungen Schönes und seiner Mitarbeiter vermuten kann (Schöne 1962, 1964; Schöne u. Udo de Haes 1971; Wade u. Schöne, Schöne u. Wade 1971) wird Erhöhung der Schwerkraft (durch Zentrifugieren) vom Labyrinth in anderer Weise ausgewertet, als von den Somatorezeptoren (vgl. auch Miller u. Graybiel 1966).

Aus der Literatur sind Bestimmungen der subjektiven Vertikalen sowie der Horizontalen bekannt. Ein Vergleich der Ergebnisse zeigt bei visuellen Messungen, daß die Abweichungen von der objektiv "richtigen" Raumrichtung bei beiden nicht grundsätzlich verschieden sind. Für taktil-kinaesthetische Einstellungen finden Bittermann u. Worchel (1953) keinen Unterschied im Ausmaß der Abweichungen. Über deren Richtung machen sie keine genauen Angaben. Es ist jedoch möglich, daß hier vertikale und horizontale Einstellungen zu verschiedenen Abweichungen führen, da sich z.B. ein Stab gleich gut in die Horizontale bringen läßt, wenn die Finger "von oben" oder "von unten" angelegt werden, in die Vertikale dagegen sehr viel besser, wenn die Finger "von außen" anstatt "von innen" (bezogen auf den Körper) angelegt werden. D.h., die Technik des Einstellens könnte t.-k., nicht aber visuell eine Rolle spielen (vgl. S. 16 "Oben- und Unten-Griff").

Nach der allgemeinen Überlegung, daß es sich bei einer taktil-

kinaesthetischen Orientierung der Hand um die Einstellung eines Körperanhangs handelt, bei der einstellendes und messendes Organ dasselbe ist, während die entsprechende visuelle Aufgabe die Positionsmessung eines außerhalb des Körpers liegenden Objekts bedeutet, bei der Beurteilung und Einstellung über verschiedene Organe erfolgen und aufgrund von Vorversuchen kam ich zu folgender Arbeitshypothese:

- 1) Der Einfluß des Labyrinths auf taktil-kinaesthetische Einstellungen zur Schwerkraft ist wesentlich geringer (oder weniger deutlich zu erkennen) als auf entsprechende von visuell wahrgenommenen Objekten und auf die Gleichgewichtsorientierung des Körpers.
- 2) Bei dieser Art taktil-kinaesthetischer Richtungsbestimmung wirkt sich der unmittelbare Einfluß der Schwerkraft auf die Hand aus.

B. Methode

I. Definitionen und Abkürzungen (vgl. Abb. 1)

Vp = Versuchsperson Vl = Versuchsleiter

SH bzw. SV = subjektive Horizontale bzw. Vertikale

Vertikale = OV = objektive Vertikale, Richtung der Erdanziehungskraft bzw. der aus Erdanziehungs- und Zentrifugalkraft resultierenden Kraft. OH = 90° zu OV.

Schwerkraft = allgemein für Erdanziehungskraft oder Erdanziehungs- + Zentrifugalkraft.

α = Winkel Sagittalebene der Vp/Vertikale = Bettstellung, + bei Rechtsneigung der Vp, - bei Linksneigung. 0° = Bauch- bzw. Kopfaufrecht-Lage. 180° = Rücken- bzw. Kopfunten-Lage.

β = Winkel Stab/Transversalebene der Vp (senkrecht zur Sagittalebene) = Maß für die SH; + gegen den Uhrzeigersinn (von der Vp aus), - im Uhrzeigersinn.

x-Achse = horizontale, in der Symmetrie-Ebene des Körpers gedachte Achse. Drehung um diese A. = Rechts- bzw. Linksneigung in der "Roll-Ebene".

t.-k. = taktil-kinaesthetisch

D = "Zentrifugierreaktion", d.h., Differenz zwischen Einstellun-

gen bei normaler und erhöhter Schwerkraft, in Grad des Winkels β . - = im Uhrzeigersinn (von der Vp aus). + = gegen den Uhrzeigersinn.

II. Apparatur und Methode

Apparatur. Alle Versuche wurden in der Seewiesener Zentrifuge durchgeführt, deren Konstruktion es grundsätzlich erlaubt, die aus Schwer- und Zentrifugalkraft resultierende Kraft zu vergrößern, ohne deren Richtung zur Vp zu verändern (Abb. 2). Allerdings können sich kleinere Abweichungen (bis zu 2°) dadurch ergeben, daß die Kopflage nicht in jeder Position (α) mit dem Gondelschwerpunkt zusammenfällt. Da die daraus etwa resultierenden Abweichungen der subjektiven Einstellungen in den normalen Streuungsbereich fallen, wird dieser Punkt nicht weiter berücksichtigt. In der Gondel der Zentrifuge befand sich das "Drehbett", ein um seine Längsachse drehbarer Apparat, in dem die Vp, zunächst auf dem Bauch liegend, von den Seiten, am Rücken und am Kopf festgelegt wurde (Abb. 3). Durch eine Schaumgummipolsterung des Bettes wurden taktile Reize möglichst gleichmäßig verteilt, optische waren völlig ausgeschaltet, akustische so weit wie möglich. Eine Hör- und Sprechverbindung über ein Lautsprecher-Mikrophon-System zwischen Vp und Vl war allerdings notwendig. Richtungseffekte waren aber wegen der Schalldämpfung durch die Kopfbefestigung sowie der Kürze des gehörten Kommandos weitgehend ausgeschlossen. Die Stellung des Kopfes wurde durch ein individuelles Beißbrett fixiert. Bei einem Beißbrett-Winkel von 10° zur Horizontalen entspricht sie der normalen Aufrechthaltung. Drehung des Bettes bedeutet in dieser Haltung für den Kopf eine Drehung um die x-Achse. In Reichweite vor der rechten, bzw. linken Hand der Vp befand sich ein im folgenden als "Stab" bezeichnetes rechteckiges Kästchen (Maße: $10 \times 2 \times 2$ cm), das in der Frontalebene der Vp frei um seinen Schwerpunkt drehbar war.

Die Werte der Stab- und Bettstellung sowie der Zentrifugenbeschleunigung (g-Zahl) wurden auf elektronischem Wege bis auf $0,5^\circ$, bzw. $0,01$ g genau gemessen und zur Ablesung auf ein Digi-

talvoltmeter in die Hütte des Vls geleitet. Von dort aus konnten Bettstellung und Zentrifugenumlauf reguliert werden. Die Drehgeschwindigkeit des Bettes betrug $2,5^{\circ}/\text{sec}$.

Methode. Die Vp wurde so bequem wie möglich gelagert, vor allem so, daß sie sich nicht auf die in einer steifen Manschette steckenden und auf einem Brett ruhenden Arme zu stützen brauchte. Die mit der Hand durchzuführenden Einstellungen sollten auf diese Weise so wenig wie möglich beeinflusst werden. Die Aufgabe der Vp war es, den Stab jeweils in die subjektiv als horizontal (d.h. parallel zur Erdoberfläche) empfundene Richtung zu drehen. In einigen Lagen konnten dafür die Finger nur von unten oder nur von oben an den Stab gelegt werden, in anderen (z.B. den Symmetrielagen) sowohl von unten als auch von oben. Um den Auftrag anschaulicher zu machen, wurde zur 1. Methode gesagt: "Stell dir vor, du balancierst ein Tablett mit Gläsern" (obwohl sich eine solche Aufgabe tatsächlich von der hier verlangten SH-Einstellung dadurch unterscheidet, daß Informationen aus der Verlagerung des "Objekt-Schwerpunktes" gezogen werden), und zur 2. Methode: "Stell dir dabei eine Türklinke oder eine Tischkante vor!" - Die Fingerhaltung und Einstellbewegung wurden möglichst genau vorgeschrieben, waren aber trotzdem, zumindest interindividuell, aufgrund anatomischer Unterschiede, nicht als konstant anzusehen. Die Vpn wurden ermahnt, keine anderen Hilfsmittel, etwa Abschätzen der Drehdauer des Bettes oder Abtasten anderer Apparaturteile etc. zu benutzen. Mit der Apparatur noch nicht vertraute Vpn bekamen im allgemeinen einige Einführungsversuche, die außerdem zur Auslese ungeeigneter Personen (Neigung zu Claustrophobie und Seekrankheit) dienten.

Ein Teil der Versuche wurde außer bei normaler Schwerkraft (1,0 g) auch bei erhöhter durchgeführt. Dafür galt die Anzeige von 1,6 g des g-Meßgeräts in der Gondel, in dessen Höhe sich der Kopf der Vp jedoch nur in α_0 befand. Bei seitlichen Neigungen verändert sich die Beschleunigung für den Kopf von 1,60 g bis auf 1,66 g in α_{180} , was aber für meine Untersuchungen ohne Bedeutung ist. Es wird im folgenden bei dieser Versuchsbedingung von "Zentrifugieren", bzw. von "erhöhter Schwerkraft" die Rede sein.

Bei Zentrifugierversuchen wurde zuerst auf die erforderliche g-Zahl beschleunigt, dann die gewünschte Bettneigung eingestellt. Eine einzelne Versuchsreihe bestand aus 20 Stabeinstellungen, deren 1. unmittelbar nach Erreichen der erforderlichen Körperlage (Bettdrehung durch V1), die weiteren jeweils auf ein alle 20 Sekunden erteiltes Kommando des V1s erfolgten. Vor jeder neuen Einstellung hatte die Vp den Stab durch einen möglichst unkontrollierten kleinen Anstoß in eine neue, zufällige Ausgangsposition zu bringen. Zwischendurch sollte die Hand entspannt herabhängen. -

Nach jedem Versuch wurde für eine Pause von mehreren Minuten die Gondel geöffnet und Kopf-, Seiten- und Rückenbefestigung soweit gelöst, daß die Vp Kopf und Oberkörper freier bewegen konnte. Meistens wurden 3 bis 4, höchstens 6 bis 7 solcher Versuchsreihen hintereinander durchgeführt. Ihre Reihenfolge verlief nach einem Schema derart, das nie 2 der anstrengenderen Zentrifugierversuche und nie zweimal dieselbe Bettstellung nacheinander kamen. Da alle Versuche für eine gesamte Serie 4mal wiederholt wurden, konnte jede bestimmte Folge von Versuchen 2mal "hin" und 2mal "zurück" durchlaufen werden, um die etwa doch auftretenden Effekte eines vorangegangenen Versuchs auf den folgenden damit auszugleichen.

Zur statistischen Auswertung dienten mir die elektronischen Rechner IBM 1130, Diehl - Sigmatron und Diehl - Combitron. Teilweise mußten die sehr großen Unterschiede zwischen den Meßwerten ausgeschaltet werden, die bei ein und derselben Vp unter gleichen Versuchsbedingungen an verschiedenen Tagen gewonnen wurden. Dafür habe ich zwischen den 1. Werten von allen 4 Serien, zwischen den 2. Werten etc., bis zu den 20. Werten jeweils einen Mittelwert gebildet, so daß aus 80 Einzeldaten 20 mittlere wurden, wobei die zeitliche Folge gewahrt blieb. Dieses Verfahren wird im folgenden als "Quermitteln" bezeichnet. (Die jeweils gewonnene Aussage der Daten wird davon nicht berührt.)

Versuchspersonen waren insgesamt 26 (12 weibl. und 14 männl.) Rechtshänder zwischen 16 und 35 Jahren.

C. Versuche

Serie I "Kopf oben bis Kopf unten"

1. Fragestellung

Diese Serie sollte vor allem einem Vergleich von t.-k. Einstellungen mit auf ähnliche Weise gewonnenen Werten der visuellen SV dienen.

2. Durchführung

In 7 verschiedenen Lagen stellten 11, bzw. 10, bzw. 9 Vpn mit der rechten Hand die SH bei normaler und bei erhöhter Schwerkraft ein. Die Bettstellung entsprach den Winkeln $\alpha = 0^\circ, +30^\circ, +60^\circ, +90^\circ, +120^\circ, +150^\circ, 180^\circ$ (d.h., mit Beißbrett 10° , auf den Kopf bezogen $0^\circ =$ aufrecht, $30^\circ - 150^\circ =$ verschiedene Rechtsneigungen, $180^\circ =$ kopfunten).

In α_0, α_{30} und α_{180} wurde die Hälfte der Einstellungen mit dem "Oben-Griff", die andere Hälfte mit dem "Unten-Griff" durchgeführt, um durch die Handhaltung bedingte Abweichungen auszugleichen. (In den anderen Lagen war nur der "Unten-Griff" möglich.)

3. Ergebnisse

a) Normale Schwerkraft. In Abb. 4 gibt jede Kurve die Einstellungen einer Vp wieder. Insgesamt folgen die subjektiven Einstellungen ungefähr der gestrichelten Geraden, d.h., sie entsprechen etwa der OH. Es fällt auf, daß die Abweichungen in der 0° -Lage und im Bereich geringer Neigungen verhältnismäßig klein sind, dagegen bei stärkerer Neigung z.T. beträchtlich werden, insbesondere in der 120° - und 150° -Lage. Gerade in diesen Lagen werden andererseits auch die Unterschiede zwischen den Vpn sehr groß. Das zeigt genauer die Abb. 5, wo die untere Kurve für 1,0 g die interindividuelle Streuung (Standardabweichung) wiedergibt. Die Kurve der intraindividuellen Streuungen (Abb. 6) zeigt eine etwas ähnliche Tendenz: Sie steigt von 0° bis 180° . Der höchste Wert bei α_{150} ist allerdings hier kein signifikantes Maximum, da er sich zwar von dem bei α_0 und α_{90} unterscheidet, nicht aber von dem bei α_{120} und α_{180} . Diese Ergebnisse lassen sich nicht mit dem 3fachen mittleren Fehler sichern, werden aber bei paarweiser Anordnung und Prüfung mit Wilcoxon's Signed Ranks Test ganz deutlich ($s_{150} > s_0, p \leq 0,005. s_{150} > s_{90}, p \leq$

0,025. $s_{90} > s_0$, $p \leq 0,005$. $s_{180} > s_0$, $p \leq 0,005$. $s_{120} > s_0$, $p \leq 0,005$). Diese Werte liegen alle verhältnismäßig niedrig, da ich vorher durch "Quermitteln" die Streuung zwischen den einzelnen Versuchsreihen - je 20 Einstellungen - beseitigt habe.

b) Erhöhte Schwerkraft. Abb. 7 zeigt für jede Position (α) einen Mittelwert von sämtlichen Vpn bei normaler und bei erhöhter Schwerkraft. Alle B-Werte aus Zentrifugierversuchen liegen einige Grade über denen bei Normalbedingungen, d.h., der Stab wird in allen Körperlagen stärker gegen den Uhrzeigersinn (nach "links", D+) gedreht. Signifikant sind diese Dn nach der allgemeinen zweifaktoriellen Varianzanalyse (für jede Lage gesondert mit "quergemittelten" Werten) allerdings nur bei α_0 ($p \leq 0,001$), α_{30} ($p \leq 0,001$), α_{60} ($p \leq 0,05$) und α_{180} ($p \leq 0,05$). Berechnet man pro Vp eine D und vergleicht diese in den verschiedenen Lagen (Abb. 8), so ergibt sich, daß nur in α_0 ($p \leq 0,001$ bis $0,05$) und α_{30} ($p \leq 0,001$ bis $0,05$) die Werte aller Vpn bei erhöhter Schwerkraft mehr oder weniger signifikant verschieden von denen bei $1,0\text{ g}$ sind (T-Test). In allen anderen Lagen gibt es je eine bis mehrere Vpn ohne deutliche Reaktion auf Zentrifugieren (D nicht signifikant). Außerdem stellen im Bereich großer Neigung ($\alpha = 60$ bis 150°) jeweils etliche Vpn bei Zentrifugieren mehr in Richtung des Uhrzeigersinns ein als bei $1,0\text{ g}$ (D-), also in Richtung ihrer eigenen Neigung. (In den Lagen, wo beide Reaktionsrichtungen - D- und D+ - vorkommen, z.B. α_{150} , ergeben sich deshalb in der allgemeinen Varianzanalyse z.T. nicht signifikante Werte, obwohl sie bei einzelnen Vpn durchaus signifikant sein können.)

Die Variabilität der individuellen Antworten auf Zentrifugieren wird also in den stärker geneigten Lagen größer als in den schwächer geneigten (Abb. 9).

Da die Wirkung des Zentrifugierens individuell so unterschiedlich ist, läßt sich zur Beziehung zwischen D und Lage allgemein nur sagen, daß in α_0 und α_{30} die Anzahl der reagierenden Vpn die höchste (100 %) und in α_{150} das Ausmaß einzelner Reaktionen am größten ist.

c) Handstellung. Der Wilcoxon-Test zeigt in der 0° - und in der 180° -Lage keinen signifikanten Unterschied zwischen den Einstel-

lungen mit dem "Oben-Griff" und denen mit dem "Unten-Griff". In der 30° -Lage dagegen bringt der "Oben-Griff" im Mittel um 6° kleinere β -Werte ($p \leq 0,05$). - Die Frage, ob sich das Zentrifugieren auf beide Arten der Einstellung verschieden auswirkt, läßt sich nicht eindeutig beantworten. Deutlich zu erkennen ist in allen 3 Lagen, in denen beide Griffe angewandt wurden, eine Tendenz, bei Schwerkrafterhöhung gegen den Uhrzeigersinn einzustellen (im Vergleich zu $1,0 g$), unabhängig von der Art der Einstellung (vgl. S.28).

4. Besprechung der Ergebnisse

Vergleicht man die individuellen Kurven der Abb. 4 mit den Ergebnissen von Udo de Haes 1970a (Abb. 10) für die visuelle SV (und nur diese möchte ich im Augenblick hinzuziehen, da sie mit derselben Apparatur gewonnen wurden), so fällt auf, daß meine Werte in den einzelnen Lagen - abgesehen von α_{120} und α_{150} - weiter auseinanderfallen. Selbst in den beiden symmetrischen Körperstellungen 0° und 180° liegen sie nicht zusammen. Besonders in der Kopfunten-Lage, 180° , ist der Unterschied zu Udo de Haes' Messungen deutlich. Um die Kurvenverläufe der visuellen mit denen der t.-k. SV- (bzw. SH-) Bestimmungen sinnvoller vergleichen zu können, müßten 1) die Einzelkurven bei α_0 auf den β_0 -Wert korrigiert werden, was die offenbar durch die Einstellung mit der Hand bedingte Asymmetrie beseitigt (vgl. auch Serie II, Abweichungen der linkshändigen Einstellungen) und 2) bei α_{30} nur die Ergebnisse mit dem "Unten-Griff" verwendet werden, was den Effekt der unterschiedlichen Griffweise ausschaltet. Dabei würde deutlich, daß unter den individuell sehr verschieden verlaufenden Kurven nur 2 die - bei Untersuchungen der visuellen SV (SH) oft gefundene - Beziehung: größere β -Werte (im Vergleich zu den "richtigen" β -Werten) bei kleinen Neigungen/kleinere β -Werte bei großen Neigungen zeigten (entsprechender Verlauf von E- und A-Phänomenen). Eine aus allen Werten gemittelte (der in Abb. 7 entsprechende) Kurve würde selbst nach dieser Anpassung der vergleichbaren bei Udo de Haes wenig ähnlich sehen.

Die bei α_{120} und α_{150} im Vergleich mit anderen Lagen höheren Werte sowohl der inter- wie auch der intraindividuellen Streu-

ung (Abb. 5,6) ergeben sich daraus, daß es sowohl Vpn gibt, die hier stets sehr hohe oder sehr niedrige β -Werte bringen, als auch bei ein- und derselben Vp einzelne sehr hohe und sehr niedrige Reihen, bzw. einzelne solcher Werte oder Wertgruppen innerhalb einer Reihe. Hinzu kommt, daß auch die Reaktionen auf Zentrifugieren (D_n) hier stärker variieren, d.h., die Einstellung einer Vp bei 1,0 g wenig mit ihrer Einstellung bei erhöhter Schwerkraft korreliert ist. (Wenn dieses der Fall wäre, d.h., wenn jede Vp in jeder Lage auf gleiche - wenn auch individuell verschiedene - Weise auf Zentrifugieren reagieren würde, so würde sich in Abb. 9 eine zur Abszisse parallele Gerade ergeben!) Die Reaktion auf Zentrifugieren scheint also auch von der Lage der Vp mitbestimmt zu werden (vgl. Serie III). In den Lagen α_{120} und α_{150} aber ist das ganze System offenbar wenig stabil, wie sich aus dem oben gesagten schließen läßt. Auch die Aussagen der Vpn über ein Gefühl größerer Unsicherheit in diesen Lagen deuten in diese Richtung. (Über die Relevanz solch subjektiver Äußerungen s. D. Diskussion.) Die starke Streuung sowie die große subjektive Unsicherheit in diesen Lagen stimmen auffallend überein mit entsprechenden Befunden bei der visuellen Beurteilung der SV (Fischer 1930; Schöne 1962; Udo de Haes 1970b).

Wie man seit von Holst's Verhaltensversuchen an Fischen (1950) weiß, ist der rezeptoradäquate Reiz für den Statolithenapparat des Labyrinths die Scherung. Sie kann verändert werden durch Betrag und Richtung der Schwerkraft. Die Werte visueller SV-Bestimmungen von Schöne und seinen Mitarbeitern zeigen in einem bestimmten Bereich eine lineare Beziehung zur Scherung im Utriculus (1962, 1967, 1971), d.h., Zentrifugieren erzeugte größere β -Werte, die sich proportional zur Scherungskomponente im Utriculus (die der jeweiligen Neigungsebene entsprach) veränderten. - Betrachtet man nun in dieser Untersuchung die D_n (Abb. 8), so fallen die signifikanten Werte in den symmetrischen Lagen 0° und 180° auf. In diesen Lagen gibt es jedoch keine (seitliche) Scherungskomponente, die für die gefundene Veränderung der Stabeinstellung verantwortlich sein könnte.

Auch in den anderen Positionen gibt es stets einige Reaktionen,

die in die "falsche" Richtung weisen, d.h., nicht einer verstärkten Scherung entsprechen. Nur in α_{30} ließen sich die Reaktionen einheitlich im Sinne einer Scherungsabhängigkeit interpretieren. - Die Beziehung zwischen den mittleren SH-Werten (von allen Vpn) und der Scherung im Utriculus zeigt Abb. 11. Anstatt über den in Graden angegebenen Neigungswinkeln (α) - wie in Abb. 4 - sind hier die SH-Werte (β) über der jedem α entsprechenden Scherung aufgetragen. Bei einem scherungsproportionalen Verlauf sollten sie einer Geraden folgen. Tatsächlich liegen die bei 1,0 g gemessenen Werte jedoch nahe einer Kurve, die sich aus den objektiv richtigen Einstellungen ($\beta = \alpha$) ergibt (in der Abbildung als durchgezogene Kurve dargestellt). D.h., die subjektiven Einstellungen entsprechen viel mehr einer Funktion des Winkels α direkt, als einer Funktion der jeweiligen Scherung im Utriculus. Auch die Einstellungen bei erhöhter Schwerkraft lassen sich nicht einer Geraden einordnen, die gemäß $S = g \times \sin \alpha$ verlaufen müßte (S = Scherung). Eine lineare Beziehung zwischen β und Scherung ist also nirgends erkennbar. Daher sind diese Befunde von den Ergebnissen Schönes et al. (1967, 1971) recht verschieden, d.h., ein Labyrintheinfluß gemäß der Scherungshypothese ist hier nicht nachzuweisen. (Nicht auszuschließen ist damit natürlich, daß dieser zwar vorhanden, aber durch andere Faktoren weitgehend überdeckt, oder überhaupt ganz anders geartet ist. Die Annahme einer einfachen Abhängigkeit von der Scherungsgröße reicht auch bei Schönes et al. nicht zur Erklärung aller Ergebnisse aus. Sie fordern die Mitwirkung zusätzlicher Lageinformationen, um die Unterscheidung gleicher Scherungsbeträge bei Neigungen $< 90^\circ$ und $> 90^\circ$ - z.B. bei 60° und 120° - möglich zu machen. Man könnte dafür eventuell auch eine Verrechnung der Änderung in der Scherungsrichtung auf der Utriculus-Macula annehmen, die mit fast allen Kopfneigungen verbunden ist. Das wäre möglich, da z.B., ausgehend von einer normalen Kopfhaltung - Utriculus-Macula nach hinten abfallend - bei den Neigungen von 0 bis 90° die Scherung nach seitwärts-hinten gerichtet ist, von 90 bis 180° jedoch nach seitwärts-vorn. Diese Umkehrung der Vorn-Hinten-Komponente der Scherung fehlt allerdings bei Seitwärtsneigung in der senkrecht auf der Macula

stehenden Ebene, da dann die Scherung stets genau seitwärts gerichtet ist. Deshalb wäre wohl doch zusätzliche Information durch Somatorezeptoren oder Sacculi oder vielleicht auch eine Unterscheidung zwischen Druck- und Zugreiz - nämlich aufgrund der nicht ganz ebenen, sondern etwas gebogenen Form der Maculaflächen - nötig.)

Eine mögliche Mitwirkung des Labyrinths über die Sacculi wäre für meine Ergebnisse noch in Erwägung zu ziehen. Allerdings dürfte sie nicht von der Art sein, wie sie das kürzlich von Ormsby und Young (in Vorber.) vorgestellte Modell fordert. Denn auch dort ergeben sich E- und A-Abweichungen in der oben (S. 5) zitierten Weise, während diese Phänomene ja in meinen Daten nur undeutlich vorhanden sind. Die Dn in 0° und 180° wären damit ebenfalls nicht zu erklären.

5. Zusammenfassung

- 1) Die Abweichungen der t.-k. SH vom objektiv richtigen Wert sind in allen Lagen, mit Ausnahme von α_0 und α_{180} geringer als bei der visuellen SV.
- 2) Die Zuordnung beider Typen von Abweichungen (in oder entgegen der Körperneigung) zu bestimmten Positionen (α) ist individuell sehr verschieden.
- 3) Die individuellen Unterschiede in der t.-k. SH sind in allen Lagen, mit Ausnahme von α_{120} und α_{150} , größer als in der visuellen SV.
- 4) Hohe inter- sowie intraindividuelle Streuungen in α_{120} und α_{150} lassen auf geringe Stabilität des Systems in diesen Lagen schließen.
- 5) Die Ergebnisse bei normaler und erhöhter Schwerkraft lassen zwar in allen Lagen eine Wirkung der Schwerkraft erkennen. Eine Abhängigkeit von der Scherung im Utriculus ist aber nicht nachzuweisen.

Serie II "Rechts - Links"

1. Fragestellung

Wie die 1. Serie gezeigt hat, gibt es einen Einfluß der Schwer-

kraft auf t.-k. Einstellungen, der wahrscheinlich nicht durch das Labyrinth vermittelt wird. Falls dieser Einfluß die Hand unmittelbar beträfe, so sollte die linke Hand in spiegelsymmetrischer Weise zur rechten reagieren. Bei Zentrifugierung, z.B., müßte die linke Hand weiter im Uhrzeigersinn (D-) einstellen (entgegengesetzt zur rechten, D+) und zwar unabhängig von der Körperlage (Symmetrie- oder Seitenlage). Sollte aber doch das Labyrinth an der Reaktion beteiligt sein (über die Scherung im Utriculus - was bisher nicht nachzuweisen war), so wäre z.B. in rechter Seitenlage eine schwächer positive D+ (als bei rechtshändiger Einstellung) zu erwarten, da sich dann "Handreaktion" und "Labyrinthreaktion" (die hier zu einer D+ führen müßte) überlagern würden (Abb. 12).

2. Durchführung

5 Vpn stellten jeweils bei normaler und bei erhöhter Schwerkraft mit der rechten und der linken Hand in $\alpha = 0^\circ, +30^\circ$ und $+60^\circ$ die SH ein. In α_0 und α_{30} wurden wieder beide Griffe gebraucht.

3. Ergebnisse

a) Normale Schwerkraft. Abb. 13 zeigt die Ergebnisse dreier Vpn. Die linkshändigen Einstellungen sind in diesen beiden Lagen gegenüber den rechtshändigen um einen etwa konstanten Betrag gegen den Uhrzeigersinn verschoben.

In einer Korrelationsanalyse wurden die Einstellungen beider Hände in ihrem zeitlichen Verlauf miteinander verglichen. Es fanden sich vereinzelt positive und negative, meistens aber keine signifikanten Korrelationen.

Eine vergleichende Regressionsanalyse (Abb. 14) ergibt, daß die Steigungskoeffizienten der Kurven der linken und der rechten Hand nicht verschieden sind.

Ein Vergleich zwischen beiden Händen in Bezug auf die Streuung (Abb. 15) zeigt in einer dreifaktoriellen Varianzanalyse einen signifikanten Unterschied ($p \leq 0,025$, ebenso signifikanter Unterschied zwischen den Streuungen in Abhängigkeit von α , entsprechend Interaktion $\alpha \times \text{Hand}$). Weitere Prüfung mit Wilcoxon's Signed Ranks Test ergibt, daß in α_{30} und α_{60} die Varianzen rechts deutlich größer sind als links ($p \leq 0,05$). In α_0 ist

dieselbe Tendenz zu sehen. Außerdem wächst die Streuung in den Einstellungen beider Hände mit zunehmender Seitenlage ($s_{30} > s_0$; $s_{60} > s_{30}$; $p = 0,05$).

b) Erhöhte Schwerkraft. Während mit der rechten Hand in beiden hier gezeigten Lagen (0° , 30°) auf Zentrifugieren stets mit einer Linksdrehung (D+, s. auch Serie I) reagiert wird, gilt das für die linke nur in α_{30} (Abb. 16). (Die Art der Handhaltung spielt dabei keine Rolle). In α_0 dagegen ergibt sich für die linke Hand in 50 % der Versuche eine Rechtsdrehung (D-) (T-Tests für jede Vp einzeln mit den "quergemittelten" Daten; $p \leq 0,001$ bis $0,01$).

Bei einem weiteren Vergleich der Dn in Bezug auf die Lage (α) stellte sich heraus, daß in α_{30} die linke Hand weniger weit gegen den Uhrzeigersinn einstellt als die rechte (Abb. 17). (Dieser Befund beruht allerdings auf dem relativen Unterschied zwischen links $D_{30} - D_0$ und rechts $D_{30} - D_0$ und ist nur schwach gesichert.)

4. Besprechung der Ergebnisse

Die zur OH mehr oder weniger symmetrischen Abweichungen der SH-Werte in α_0 stehen im Widerspruch zu den Befunden von Sachs u. Meller (1903), Bauermeister et al. (1964) und Sandström (1952, 1956). Diese Autoren bekamen bei rechtshändiger Einstellung Abweichungen von der OH gegen den Uhrzeigersinn und v.v., also in genau entgegengesetzter Weise wie ich. Bitterman u. Worchel (1953) dagegen fanden in dieser Lage keinen Unterschied zwischen rechts und links. Da die Vpn in diesen Versuchen über standen, außerdem die SV, nicht die SH einstellten (nur bei Bitterman u. Worchel beides), sind diese Ergebnisse nicht unmittelbar mit meinen zu vergleichen. (Über die Beziehung zwischen SV und SH s.S. 11).

Eine gewisse Symmetrie zur OH läßt sich vor allem in α_0 , teilweise auch noch in α_{30} , erkennen, obwohl die Abweichungen von der OH bei linkshändiger Einstellung keineswegs immer gleich groß sind, wie bei rechtshändiger (Abb. 13, 14) und auch von Vp zu Vp verschieden sein können. Daß dieses Verhältnis sich in α_{60} und z.T. in α_{30} verändert, ist vermutlich damit zu erklären, daß bei zunehmender Rechtsneigung die rechte Hand sich weiter "unterhalb", d.h., vom Körper aus in Schwerkraftrichtung,

die linke dagegen "oberhalb", d.h., der Schwerkraftsrichtung entgegengesetzt, befindet und außerdem eine horizontale Einstellung in Seitenlage an beide Hände verschiedene Anforderungen stellt: In 30° -Rechtsneigung, z.B., muß die linke Hand eine Drehbewegung nach außen (auf den Körper bezogen), die rechte dagegen eine Drehung nach innen vollziehen. - Dennoch wurden offenbar die Neigungsschritte von α_0 auf α_{30} und von α_{30} auf α_{60} rechts und links in ähnlicher Weise verrechnet, wie die Regressionsanalyse gezeigt hat.

Die linkshändigen Reaktionen auf Zentrifugieren (D_n) gehen nicht so einheitlich in eine Richtung, wie die rechtshändigen. Nur die im Uhrzeigersinn ausgerichteten (D_-) verlaufen, wie erwartet, spiegelsymmetrisch zu den rechtshändigen D -Werten. In α_{30} finden sich allerdings für die linke Hand keine negativen (D_-), sondern nur schwächer positive (D_+) D_n als für die rechte. Das scheint die 2. Annahme (S. 22) von einem gewissen Labyrintheinfluß zu stützen, der hier - wenn auch individuell verschieden stark - erkennbar würde. Der D -Unterschied zwischen Einstellungen mit der rechten und der linken Hand wäre dann so zu erklären, daß man sich die Wirkung der erhöhten Schwerkraft als zusammengesetzt aus 2 Komponenten denken muß: 1) direkt auf die Hand (D_+ für die rechte, D_- für die linke) und 2) über das Labyrinth (d.h., Scherung im Utriculus, die in α_0 nicht vorhanden ist, in α_{30} aber zu einer D_+ führen muß).

Ob es sich bei der 2. Komponente tatsächlich um einen Labyrintheinfluß handelt, ist weiter zu prüfen (Serie III).

Die geringeren Streuungen bei linkshändiger Einstellung lassen sich nur schwer interpretieren. Gewiß sind sie kein Ausdruck größerer Übung, denn alle V_{pn} waren Rechtshänder. - Eine Erklärung durch die unterschiedliche zentrale Verschaltung beider Hände soll später (S. 32) versucht werden.

Die zwischen rechts und links unterschiedlichen Abweichungen von der OH in α_0 , die niedrigere Streuung bei linkshändigen Einstellungen sowie die unterschiedliche Reaktion auf Zentrifugieren in α_0 und α_{30} und die fehlende Korrelation in der zeitlichen Folge lassen annehmen, daß die rechte und die linke Hand in Bezug auf die SH-Messung bis zu einem gewissen Grad unabhängige Systeme darstellen.

5. Zusammenfassung

- 1) Einstellungen der SH in α_0 mit der linken Hand (bei 1,0 g) weichen signifikant in der entgegengesetzten Richtung von der OH ab, wie solche mit der rechten. Auch die Werte in α_{30} und α_{60} sind für beide Hände deutlich verschieden.
- 2) Gleiche Neigungsschritte der Körperlage (Veränderung von α) werden von der linken Hand mit etwa gleich großen Änderungen von B beantwortet wie von der rechten.
- 3) Streuungen in der Einstellung der SH mit der rechten Hand sind in allen drei gemessenen Lagen ($\alpha = 0^\circ, 30^\circ, 60^\circ$) höher als bei solchen mit der linken.
- 4) Eine Korrelation in der zeitlichen Folge der Einstellungen (1. bis 20. Einstellung) ließ sich zwischen rechts und links nicht nachweisen.
- 5) Zentrifugieren hat in den Lagen α_0 und α_{30} auch auf die Einstellungen mit der linken Hand - ebenso wie auf die mit der rechten - eine signifikante Wirkung. Deren Richtung ist in α_0 für die linke Hand weniger einheitlich als für die rechte, d. h., sie kann sowohl im Uhrzeigersinn wie entgegengesetzt verlaufen.

Serie III "Gewicht"

1. Fragestellung

Die Ergebnisse der Serie II machen einen direkten Einfluß der Schwerkraft auf die Hand für die SH-Einstellung wahrscheinlich. Dieser müßte sich auch zeigen, wenn nur die Hand zusätzlich belastet wird (bei normaler Reizung von Rumpf- und Labyrinthrezeptoren - 1,0 g). In diesem Fall würde die Kraft nicht durch eine Beschleunigung (Zentrifugieren), sondern durch ein zusätzliches Gewicht verändert (Kraft = Masse x Beschleunigung).

2. Durchführung

9 Vpn stellten mit der rechten Hand in α_0 und α_{+30} die SH ein, a) ohne zusätzliche Belastung bei 1,0 g, b) mit Belastung der Hand bei 1,0 g und c) ohne zusätzliche Belastung bei Zentrifugieren. 5 Vpn machten die Versuche außerdem in α_{-30} . Als Belastung diente ein breiter Lederriemen mit aufsetzbaren Bleigewichten (die gleichmäßig verteilt wurden, um kein zusätz-

liches Drehmoment zu erzeugen), der über die Hand geschnallt wurde, ohne die Bewegungsfreiheit zu behindern.- Die Summe der Bleigewichte stellte jeweils 60% des Handgewichts (Gewichtsbestimmung durch Volumenmessung) der Vp dar, d.h., etwa den Betrag, um den die Hand bei Zentrifugieren auf 1,6 g schwerer wird. (Die direkte Wirkung des Zentrifugierens auf Hand und Arm exakt nachzuahmen, dürfte kaum möglich sein.)

3. Ergebnisse

Die drei Belastungsbedingungen wirkten sich insgesamt signifikant verschieden aus ($p \leq 0,005$), wie sich aus einer allgemeinen dreifaktoriellen Varianzanalyse ergab. Diese zeigte außerdem u.a. Interaktion $\alpha \times$ Belastung und Vp $\times$ Belastung. Die Wirkung der Handbelastung wurde in Einzelvarianzanalysen pro Vp und Bettstellung (α) genauer untersucht und in Abb. 18 dargestellt. Gezeigt werden Ausmaß und Richtung der Unterschiede zwischen den SH-Einstellungen unter den drei Belastungsbedingungen. (Auf Mittelungen zwischen den Vpn wurde verzichtet, da die Reaktionen individuell zu verschieden sind.) Von 9 Vpn reagierten in α_0 nur 5 signifikant ($p \leq 0,001$) auf Bedingung b) (Gewichtsbelastung der Hand), davon 4 in dieselbe Richtung wie auf Bedingung c) (Zentrifugieren). Die Werte der übrigen 4 Vpn ließen sich nicht sichern, jedoch zeigten 2 Vpn aus dieser Gruppe eine Tendenz in die Richtung der Zentrifugierreaktion (Bed. c)). In α_{+30} zeigen 7 Vpn (von 9) eine signifikante ($p \leq 0,001$ bis $0,05$) Reaktion auf Bedingung b), davon 5 in dieselbe Richtung wie bei Bed. c). Die nicht signifikanten Reaktionen von 2 Vpn gehen in dieselbe Richtung wie bei Zentrifugieren.

Für die Streuung dagegen sind die Handbelastungen kein signifikanter Faktor. Das ging aus einzelnen Varianzanalysen mit den gemittelten intraindividuellen Streuungswerten hervor (Abb. 19). Die Bettstellungen (α) wirkten sich hier allerdings unterschiedlich aus, wobei nur die Streuungen bei α_{+30} signifikant höher waren als die bei α_0 (zweifaktorielle Varianzanalyse, Randomized complete block, $p \leq 0,025$; vgl. auch Serie I, II).

4. Besprechung der Ergebnisse

Vorausgesetzt, die beim Zentrifugieren gefundenen Dn wären allein Ausdruck der zusätzlichen Schwerkraftwirkung auf die

Hand gewesen, so hätte sich kein Unterschied in den Einstellungen bei Handbelastung (Bed. b)) oder Zentrifugieren (Be. c)) ergeben dürfen. Diese Erwartung wurde nicht vollständig erfüllt (Abb. 18). In α_0 wiesen nur die Reaktionen von 4 Vpn ($n = 9$) bei Bedingung b) signifikant in die Richtung der Zentrifugierreaktion. Selbst bei diesen waren die Beträge der Reaktionen unter beiden Bedingungen verschieden. Dazu muß gesagt werden, daß eine Drehbewegung der Hand nur durch eine Drehung des Unterarms möglich ist, und daß daher bei einer Einstellbewegung dieser Art sicherlich auch Rezeptoren des Arms mitbeteiligt sind. Diese Rezeptoren aber werden wahrscheinlich bei einer Belastung von 60% nur des Handgewichts weniger angesprochen als bei Zentrifugieren auf ca. 1,6 g, wo ja nicht nur die Hand, sondern auch der Arm (und der ganze Körper) um 60% schwerer werden. Wenn man daher vom Betrag der Reaktion absieht und nur deren Richtung beachtet, so weichen die Ergebnisse weniger von der Erwartung ab, da nur die Reaktion von 1 Vp signifikant in die "falsche" Richtung weist.

In α_{+30} fällt auf, daß sich häufig bei ein und derselben Vp dieselbe Handbelastung wie in α_0 in anderer Weise (stärker oder schwächer) auswirkt. Wenn also Zentrifugieren in Seitenlage andere Dn bringt als in α_0 , so kann daraus nicht unbedingt auf einen Labyrintheinfluß geschlossen werden. Denn auch eine zusätzliche Kraftwirkung direkt auf die Hand könnte ähnlich veränderte Einstellungen bringen. Das muß bei der Interpretation der Zentrifugierreaktionen berücksichtigt werden, die hier im allgemeinen stärker sind als in α_0 (vgl. auch Serie I, II). Als Ausdruck einer Labyrinthinformation lassen sich daher nur die Ergebnisse der 2 Vpn deuten, die auf Bedingung b) eine signifikant anders gerichtete Reaktion zeigen als auf Bedingung c) (s. Abb. 18).

Die Ergebnisse der Belastungsversuche (mit einem zusätzlichen Gewicht sowohl wie mit Zentrifugieren) führen zu folgender Überlegung: Die entspannte Hand hat eine natürliche Ruhelage, d.h., eine Vorzugslage, die wahrscheinlich durch die unterschiedliche Massenverteilung in der Hand (in Bezug zur Drehachse), die im wesentlichen auf einen Freiheitsgrad beschränkte Beweglichkeit des Handgelenks und andere anatomische Gegebenheiten bestimmt ist. Jede Drehbewegung, die aus dieser Lage

herausführen soll, müßte also gegen ein bestimmtes Drehmoment wirken, welches bei Belastung zunehmen ($M = k \cdot a$, d.h., Drehmoment = Kraft $\times$ Entfernung zwischen Massenschwerpunkt und Drehachse) und deshalb den Einsatz größerer Muskelkraft erfordern würde. Sollte für die belastete Hand nur dieselbe Muskelkraft (bzw. dasselbe Muster der Muskelaktivitäten) eingesetzt werden, die unter normalen Bedingungen (1,0 g ohne Gewicht) zur Horizontalstellung führt, so würde die Endposition in Richtung der Ruhestellung abweichen. Diese Abweichung aber wäre für den "Oben"- und den "Unten-Griff" verschieden, da für beide eine unterschiedliche Bewegung aus der Ruhestellung erforderlich ist ("Oben-Griff" $\rightarrow$ Drehung nach innen, bei Belastung Abweichung im Uhrzeigersinn. "Unten-Griff" $\rightarrow$ Drehung nach außen, bei Belastung Abweichung gegen den Uhrzeigersinn). Es finden sich jedoch - in der 180° -Lage z.B. - bei beiden Griffen hauptsächlich gleichartige D_n (D_+ bei 66,7% der V_{pn} , Daten der Serie I). Es können deshalb die Abweichungen der belasteten Hand (Gewicht oder Zentrifugieren) nicht einfach in diesem Sinne durch den Einsatz gleicher Muskelkraft gegen eine unterschiedlich große äußere Kraft erklärt werden. (Bei α_{-30} gibt es bei 2 V_{pn} keine D auf Zentrifugieren. Dazu muß gesagt werden, daß in dieser Lage z.T. mechanische Schwierigkeiten bei der Einstellung mit dem "Unten-Griff" auftraten. Dieser wurde in allen 3 Lagen dieser Serie ausschließlich verwendet, um diese Variable konstant zu halten).

Die Ergebnisse dieser Serie zeigen somit, daß die Einstellungen der t.-k. SH durch eine unmittelbare Wirkung der Schwerkraft auf die Hand verändert werden. (Ob diese der einzige Effekt des Zentrifugierens ist, müßte mit größerer Belastung der Hand weiter untersucht werden).- Daß die Streuung durch die verschiedenen Belastungen unverändert bleibt, bestätigt die Befunde der Serie I (vgl. Abb. 6).

5. Zusammenfassung

1) Eine Beschwerung der einstellenden Hand mit 60% ihres Gewichts hat unter Normalbedingungen (1,0g) in den meisten Fällen eine deutliche Veränderung der SH-Einstellung zur Folge.

- 2) Die Richtung dieser Veränderung ist meistens dieselbe, wie die der durch Zentrifugieren verursachten D.
- 3) Der Betrag der Veränderung weicht meistens von dem der D (bei Zentrifugieren) ab.
- 4) Auf die Streuung hat weder ein nur auf die Hand wirkendes Gewicht, noch Zentrifugieren einen Einfluß.
- 5) Die D_n lassen sich nicht ohne weiteres als Folge gleicher Muskularbeit bei normaler und erhöhter Schwerkraft interpretieren.

D. Diskussion

In der 1. und 2. Versuchsserie habe ich gezeigt, daß von den "Zentrifugierreaktionen" allenfalls die in α_{+30} gefundenen D_n als Labyrintheinfluß gedeutet werden könnten (wenn man diesen aus einer linearen Proportionalität der subjektiven Einstellungen zur Scherung im Utriculus abliest). Da aber in den Symmetrielagen (0° , 180°) ebenfalls erhebliche Abweichungen beim Zentrifugieren auftreten, außerdem eine zusätzliche Belastung nur der Hand (bei normaler Labyrinthreizung) in verschiedenen Lagen die SH-Werte auch verschieden beeinflußt (Serie III), kann man annehmen, daß Labyrinthinformationen dieser Art hier nicht verarbeitet oder von anderen Einflüssen stark überdeckt werden.- Ein Maximum der Zentrifugierwirkung trat bei α_{150} auf. Nach den Befunden Schönes et al. sollte gerade in dieser nahezu inversen Lage das Labyrinth im Verhältnis zu anderen Einflüssen an Gewicht verlieren (Schöne 1962; Udo de Haes 1970a,b). Es wäre anzunehmen, daß auch die durch Zentrifugieren verstärkte Scherung sich hier weniger auswirkt als in α_{30} , wo ein gleicher Scherungsbetrag vorkommt (gemessen wurde von den zit. Autoren nur bis α_{120}). Die gerade in dieser Lage aber starke Auswirkung des Zentrifugierens auf die t.-k. Einstellung spricht unter diesen Voraussetzungen ebenfalls gegen eine Beteiligung des Utriculus.

Zu den Autoren, die ausdrücklich einen Labyrintheinfluß auf die t.-k. SV-Einstellung fordern, gehören Hazlewood u. Singer (1969). Sie berufen sich dabei jedoch lediglich auf eine von ihnen ebenfalls "E-Phänomen" genannte Abweichung, die sowohl

bei Kopf-, wie bei Körperneigungen von 30° auftritt. Da sie aber jeweils nur mit der der Neigungsrichtung abgewandten Hand einstellen ließen, besagt das nicht viel. Auch meine Versuche in α_{+30} , also bei Rechtsneigung, bringen mit der linken Hand eine dem E-Effekt entsprechende Abweichung. (Es erscheint im übrigen kaum gerechtfertigt, allgemeine Schlüsse über den entscheidenden Mechanismus zu ziehen, solange nicht ein größerer Neigungsbereich untersucht wird.)

Recht überzeugend für eine Mitwirkung des Labyrinths bei kin-aesthetischer Orientierung sprechen allerdings die Ergebnisse aus Brown's Unter-Wasser-Versuchen (1961). Die Vpn waren dabei imstande, vor allem in der Kopf-oben- und Vornübergeneigt-Lage, nach oben, also zur Wasseroberfläche, zu zeigen. Da andere Reize unter Wasser weitgehend ausgeschaltet waren, ist hier als wichtige Informationsquelle das Labyrinth anzunehmen. Im Unterschied zu diesen waren in meinen Versuchen durch das Aufliegen des Körpers starke taktile Reize gegeben. Vor allem aber war die Hand frei dem Zug der Schwerkraft ausgesetzt, d.h., die Richtung des vollen Hand- (und Arm-) Gewichts konnte registriert werden. (Im Wasser dagegen ist das Gewicht durch den Auftrieb stark vermindert.) Außerdem fand Brown, daß die "Oben-Anzeige" nach einigen langsamen Kopfbewegungen wesentlich besser wurde, also sozusagen mit Hilfe eines "Abtastens" der Raumlage durch das Labyrinth. Er schloß daraus, daß die Utriculi unter statischen Bedingungen weniger präzise arbeiten. Gerade diese Situation aber lag in meinen Versuchen vor, da Kopfbewegungen völlig ausgeschaltet waren.

Aufgrund dieser Überlegungen läßt sich schließen - und damit die 1. Hypothese (S. 12) stützen - : Bei entsprechendem t.-k. Reizangebot sind für die Beurteilung der t.-k. SH Labyrinthmeldungen von untergeordneter Bedeutung¹²⁾. Für die visuelle

¹²⁾ In diese Richtung weisen auch die Ergebnisse einiger Testreihen mit elektrischer Durchströmung des Kopfes (zwischen zwei jeweils in der Nähe des Ohres angebrachten Elektroden), womit sich, wie seit langem bekannt (Nagel 1896, nach Howard u. Templeton 1966; v. Romberg et al. 1951) Wahrnehmung von seitlicher

SH-Bestimmung kamen Clark u. Graybiel zu einem ähnlichen Schluß, als sie diese von stehenden Vpn bei aktiver Neigung durchführen ließen.

Einflüsse nicht-labyrinthärer Art habe ich in den anderen beiden Serien untersucht. Dabei stellten sich zwischen Einstellungen mit der linken und der rechten Hand deutliche Unterschiede heraus. Die geringere Streuung der linkshändigen Werte soll noch einmal besonders betrachtet werden, und zwar in Hinblick auf die zentrale Verschaltung von Sensorik und Motorik: Es ist bekannt, daß Bewegung und Wahrnehmung der Gliedmaßen contralateral gesteuert werden (z.B. Kimura 1973; Kornhuber 1972). Taktile und kinaesthetische Informationen aus der linken Hand werden also zum größten Teil in der rechten Hemisphäre verarbeitet und v.v. (Woolsey et al. 1942, nach Werner und Whitsel 1973; Penfield u. Rasmussen 1950, nach Kornhuber 1972; Gilden et al. 1966; Mountcastle u. Darian-Smith 1968, nach McCloskey 1973; Goldring et al. 1970; Goldring u. Ratcheson 1972; Kato u. Tanji 1972). Ebenso wird die Bewegung, insbesondere die der Finger, hauptsächlich von der contralateralen Hemisphäre kontrolliert (Brinkman u. Kuypers 1972, dort zit. f. Menschen; Sperry et al. 1968; Gilden et al. 1966). Da somaesthetische sowie sehr wahrscheinlich auch vestibuläre Afferenzen vornehmlich contralateral repräsentiert sind (Gernandt 1959; Fredrickson et al. 1966; Jones u. Powell 1973), wäre es denkbar, daß deren Meldungen bei asymmetrischer Reizung - hier bei Rechtsneigung - sich für die rechte Hand anders auswirken als für die linke. So messen z.B. McFarland et al. (1962) bei Rechtsneigung eine größere taktile Empfindlichkeit der linken Hand als der rechten und v.v. Doch wäre damit nicht der auch in der 0° (Symmetrie-) Lage deutlich vorhandene Rechts-Links-Unterschied zu erklären. Nun scheint es jedoch eine gewisse Dominanz der rechten Hemisphäre speziell für räumliche Vorstellungen und Aufgaben zu geben (Kinsbourne 1972, dort zit. Zangwill 1960, Mountcastle 1962; Kimura 1973). Dafür

Neigung sowohl des eigenen Körpers sowie einer (visuell beobachteten) Leuchtlinie induzieren lassen. D.h., daß mit dieser Methode vermutlich besonders das Labyrinth gereizt wird. Die visuelle Beurteilung (Leuchtlinie) wurde bei uns von der galvanischen Reizung deutlich beeinflusst, die t.-k. dagegen kaum.

gibt es auch bei der taktilen Raumwahrnehmung Hinweise: Benton et al. (1973) finden bei passiver Reizung der Handflächen für die linke Hand eine größere taktile Richtungsempfindlichkeit als für die rechte, Kimura (1973) zitiert Hermelin, die bei Blinden schnellere taktile Wahrnehmung der linken Hand für Blindenschrift fand. In diesen Gegebenheiten könnte, bei einer Steuerung der linken Hand von der rechter Hirnseite, zumindest ein Ansatz zu einer Erklärung meiner Ergebnisse liegen.

Eine t.-k. Orientierungsleistung ist selbstverständlich nicht ohne Rezeptoren zur Stellungs- und Bewegungswahrnehmung möglich. Daß Einstellungen, die durch Rezeptoren dieser Art kontrolliert werden, direkt durch die Schwerkraft, also nicht auf dem Umweg über das Labyrinth, zu verändern sind, hat die 3. Versuchsserie gezeigt. Vergleichbare Ergebnisse einer direkten Krafteinwirkung finden sich bei Collins (1967), der eine der von mir untersuchten sehr ähnliche Drehbewegung von Hand und Unterarm prüfte. Er fand, daß die Einstellung (in seinem Fall die Horizontalstellung eines Handgriffs) verändert wurde, wenn die Vp dabei einen bestimmten Widerstand zu überwinden hatte. Die Abweichungen wiesen stets in die Richtung der von der Vp aufgewendeten Kraft. Die Größe der Abweichungen war eine Funktion des Widerstandes (vgl. auch McCloskey 1973).

Diese Versuche zeigen, ebenso wie meine eigenen, daß zur Wahrnehmung einer Handstellung nicht die Gelenkrezeptoren allein beitragen. Wenn eine äußere Kraft, gegen die diese Stellung eingenommen und gehalten wird, deren Wahrnehmung beeinflusst, so ist dafür (sehr wahrscheinlich) eine Verrechnung der Muskelarbeit anzunehmen. Das muß nicht unbedingt auf dem Weg über Muskelrezeptorprojektionen im Cortex geschehen. Es könnten dafür Gelenkreferenzen in Frage kommen, die auf Spannungsänderungen des Muskels, der das Gelenk bewegt, ansprechen, wie Skoglund (1956) sie nachgewiesen hat (vgl. auch Millar 1973).

Ein weiterer Befund dieser Arbeit ist somit, daß zur Positionsmeidung eines Gelenks nicht nur Gelenkrezeptoren, sondern auch Muskelrezeptoren einen Beitrag leisten. Die Ergebnisse der 2. und 3. Versuchsserie - d.h., verschiedene Streuungen sowie verschiedene Dn bei rechts- und linkshändiger Einstellung in ein und derselben Lage (α) und vor allem den deutlichen Einfluß der

Handbelastung - deute ich deshalb so, daß Arm und Hand ein eigenes System darstellen, das auf die Schwerkraft unmittelbar anspricht und somit, bis zu einem gewissen Grad, als "Schwerkraftanzeiger" dienen könnte: Gelenkrezeptoren melden, in welche Richtung die entspannte, nicht unterstützte Hand absinkt, also die Schwerkraftrichtung. Daraus wird ein entsprechendes Kommando an die beteiligten Muskeln gewonnen, wenn die Hand eine bestimmte Stellung zur Schwerkraft einnehmen soll. Die Information über diese Stellung wird modifiziert, wenn eine äußere Belastung die Muskelspannung beeinflußt. -

Einstellungen von Objekten im Raum, wie sie hier untersucht wurden, dürfen allerdings nicht als Aussage über die wahrgenommene Körperlage gewertet werden. So fallen z.B. Angaben der Vp über große Unsicherheit in der Beurteilung ihrer Körperlage keineswegs immer mit entsprechend schwankenden Einstellungen der SH zusammen. Auch der häufig nach einer vorangegangenen Neigung auftretende Eindruck des "Zu-weit-zurück-gedreht-seins" (in objektiv symmetrischer Lage) sowie die anschließende Wahrnehmung der Symmetrie der Lage drücken sich nur selten in der entsprechenden Veränderung von SH-Werten aus, wie ich in einzelnen Stichproben feststellen konnte. (Einstellungen der SV entsprechen meistens ebenfalls nicht der wahrgenommenen Körperlage, wenn diese durch eine körperparallel einzustellende Linie ausgedrückt werden soll. Sachs u. Meller 1903; Bauermeister 1964; McFarland u. Clarkson 1966; Wade u. Day 1968.) Außerdem kann ein Unterschied zur vorangegangenen Einstellung nur auf "Ungenauigkeit" beruhen, oder aber auf einem wirklich veränderten Kommando (vgl. Sandström 1959: Nach längerer Beobachtungszeit berichteten einige Vpn Bewegung eines tatsächlich stationären Stabes.) Trotz dieser grundsätzlichen Probleme sollte den möglichen Varianzquellen weiter nachgegangen werden. Anatomische und physiologische Unterschiede können sich über die Elastizität der Hand, deren Drehfähigkeit, unterschiedliche Fingerlänge etc. auf kinästhetische Einstellungen auswirken (Müller u. Vetter 1954). Vor allem aber muß die in diesem Zusammenhang bereits mehrfach untersuchte (Sachs u. Meller 1903; Wapner u. Werner 1952) Bedeutung von Hals- und Körperstellung in Zentrifugenversuchen präziser untersucht werden, um den Einfluß von Labyrinth- und Halsrezeptoren zu trennen (Pitger in Vorber.).

Bei der hier beschriebenen t.-k. Leistung handelt es sich vermutlich um ein Orientierungssystem, das auf individuell sehr verschiedene Weise in das allgemeine System der Körperorientierung integriert ist. Große Unterschiede zwischen den Vpn in Bezug auf die mittleren Werte, auf einzelne Versuchsreihen bei ein und derselben Vp, auf Einstellungen mit verschiedenen Händen sowie in Bezug auf die Reaktionen auf Schwerkrafterhöhung (Dn) machen das deutlich. Dennoch kommen die t.-k. SH-Einstellungen im Mittel dem objektiven Wert näher als z.B. die visuellen (vgl. Abb. 7 mit 10).-

Das t.-k. System dient insgesamt sehr erfolgreich der Raumorientierung, und zwar auch, wenn die Schwerkraft nicht der richtende Reiz ist. Das geht aus Befunden zur t.-k. Wahrnehmung der Körperstellung beim Raumflug hervor: Russische Kosmonauten berichteten, daß im schwerelosen Zustand gelegentlich Lageillusionen auftreten können, die bei t.-k. Reizung völlig verschwinden (O. Gzenko 1964, nach Graybiel u. Kellogg 1967. Vgl. auch Clark u. Graybiel 1964). Natürlich darf dabei nicht vergessen werden, daß grundsätzlich alle zur Verfügung stehenden Eingänge benutzt werden. Der Anteil der verschiedenen Systeme an einer Orientierungsleistung hängt von der äußeren Situation ab. So kann ein ganzes System ausfallen - wie im zitierten Fall das vestibuläre - und ein anderes weitgehend seine Aufgabe übernehmen.

E. Zusammenfassung

In 3 Versuchsserien wurde die taktil-kinaesthetisch wahrgenommene Ausrichtung eines "Stabes" in die subjektiv als horizontal beurteilte Richtung (t.-k. SH) untersucht. Verändert wurden die Richtung der Schwerkraft - durch verschiedene Neigungen der Versuchsperson (α) - und die Größe der Schwerkraft - durch Zentrifugieren. Die meisten Einstellungen wurden mit der rechten Hand vorgenommen, ein Teil auch mit der linken. In einer Versuchsserie wurde außerdem die einstellende Hand durch ein Gewicht belastet. Die gewonnenen Ergebnisse sind folgende:

1) Die Abweichungen der t.-k. SH vom objektiv richtigen Wert sind in allen Lagen, mit Ausnahme von α_0 und α_{180} geringer als

bei der visuellen SV.

- 2) Hohe inter- sowie intraindividuelle Streuungen in α_{120} und α_{150} lassen auf geringe Stabilität des Systems in diesen Lagen schließen.
- 3) Die Ergebnisse bei normaler und bei erhöhter Schwerkraft lassen keine Abhängigkeit von der Scherung im Utriculus erkennen.
- 4) Gleiche Neigungsschritte der Körperlage (Veränderung von α) werden von der linken Hand mit etwa gleich großen Änderungen der t.-k. SH beantwortet wie von der rechten.
- 5) Streuungen in den Einstellungen der SH mit der rechten Hand sind höher als in solchen mit der linken Hand.
- 6) In α_0 (Symmetrielage) bewirkt Zentrifugieren für die rechts-
händigen SH-Einstellungen im allgemeinen Differenzen (zu den Werten bei 1,0 g) gegen den Uhrzeigersinn, für die linkshändigen Differenzen sowohl im, als auch gegen den Uhrzeigersinn.
- 7) Eine Beschwerung der Hand mit einem zusätzlichen Gewicht hat meistens eine deutliche Veränderung der SH-Einstellung zur Folge.
- 8) Die Richtung dieser Veränderung ist meistens dieselbe, wie die der durch Zentrifugierung verursachten.
- 9) Auf die Streuung hat weder ein nur auf die Hand wirkendes Gewicht, noch Zentrifugieren einen Einfluß.

Diese Ergebnisse führen zu den Schlußfolgerungen, daß

- 10) die Reaktionen auf erhöhte Schwerkraft sich nicht ohne weiteres als Folge gleicher Muskelarbeit bei normaler und erhöhter Schwerkraft interpretieren lassen,
- 11) bei entsprechendem t.-k. Reizangebot Labyrinthmeldungen für die Beurteilung der t.-k. SH von untergeordneter Bedeutung sind,
- 12) zur Positionsmeldung von Gliedmaßen nicht nur Gelenkrezeptoren, sondern auch Muskelrezeptoren einen Beitrag leisten,
- 13) Arm und Hand ein eigenes System darstellen, das auf die Schwerkraft unmittelbar anspricht und somit, bis zu einem gewissen Grad, als "Schwerkraftanzeiger" dienen könnte.

F. Literatur

- Abercrombie, M., Hickman, C.J. and M.L. Johnson: A dictionary of biology, Aldine Publ. Comp., Chicago 1961.
- Albe-Fessard, D. et J. Liebeskind: Origine des messages somato-sensitifs activant les cellules du cortex moteur chez le singe. *Exp. Brain Res.* 1, 127-146 (1966).
- Andres, K.H. and M. v. Düring: Morphology of cutaneous receptors. In: *Handb. of Sensory Physiology*, Vol. 2, 3-28, Somatosensory System, A. Iggo (Ed.), Springer Verlag Heidelberg, New York (1973).
- Appelle, St.: Visual and haptic angle perception in the matching task. *Amer. J. Psychol.* 84, 487-500 (1971).
- Asch, S.E. and H.A. Witkin: Studies in space orientation: I. Perception of the upright with displaced visual fields. *J. exp. Psychol.* 38, 325-337 (1948).
- Bauermeister, M.: Effect of body tilt on apparent verticality, app. body position and their relation. *J. exp. Psychol.* 67, 142-147 (1964).
- und S. Wapner: Beiträge zur sensori-tonischen Feldtheorie der Wahrnehmung. I. Visuelle und taktil-kinaesthetische Wahrnehmung der vertikalen Raumrichtung bei seitlicher Körperneigung. *Psychol. Forsch.* 31, 246-260 (1967).
- Werner, H. and S. Wapner: The effect of body tilt on tactual-kinesthetic perception of verticality. *Amer. J. Psychol.* 77, 451-456 (1964).
- Benton, A.L., Levin, H.S. and N.S. Varney: Tactile perception of direction in normal subjects. *Neurology* 23, 1248-50 (1973).
- Bergmark, G.: Cerebral monoplegia, with special reference to sensation and spastic phenomena. *Brain* 32, 342-477 (1909).
- Bischof, N.: Stellungen-, Spannungs- und Lagewahrnehmung. In: *Handb. Psychol.* 1, "Wahrnehmung und Bewußtsein", W. Metzger (Ed.), Verlag f. Psychologie, Hogrefe, Göttingen, 409-497 (1966).
- Bitterman, M.E. and Ph. Worchel: The phenomenal vertical and horizontal in blind and sighted subjects. *Amer. J. Psychol.* 66, 598-602 (1953).
- Brinkman, J. and H.G.J.M. Kuypers: Splitbrain monkeys: Cerebral control of ipsilateral and contralateral arm, hand, and finger movements. *Science* 176, 536-539 (1972).
- Brown, J.L.: Orientation to the vertical during water immersion. *Aerospace Med.* 32, 209-217 (1961).
- Browne, L., Lee, J. and P.A. Ring: The sensation of passive movement at the metatarso-phalangeal joint of the great toe in man. *J. Physiol.* 126, 448-458 (1954).

- Burkhardt, D. und I. de la Motte: Wörterbuch der Neurophysiologie. Gustav Fischer Verlag 1969.
- Cheng, Mei-Pang: Tactile-kinesthetic perception of length. Amer. J. Psychol. 81, 74-82 (1968).
- Clark, B. and A. Graybiel: Perception of the postural vertical following prolonged bodily tilt in normals and subjects with labyrinthine defects. Acta oto-laryngol. 58, 143-148 (1964).
- and - : Perception of the visual horizontal in normal and labyrinthine defective observers during prolonged rotation. Amer. J. Psychol. 79, 608-612 (1966).
- and - : Egocentric localisation of the visual horizontal in normal and labyrinthine defective observers as a function of head and body tilt. Perception and Psychophysics 2, 609-611 (1967).
- and - : Egocentric visual localization in normals and partially blind during exposure to centripetal force. Amer. J. Psychol. 81, 314-318 (1968).
- Collins, J.K.: Proprioceptive space perception: A study of the muscular component in the position sense. Unpubl. Thesis, Sydney 1967.
- Deregowski, J. and H.D. Ellis: Effect of stimulus orientation upon haptic perception of the horizontal-vertical illusion. J. exp. Psychol. 95, 14-19 (1972).
- Dietrich, G. und F.W. Stöcker (Ed.): Abc-Biologie, Verlag Harri Deutsch, Frankfurt/M. u. Zürich (1968).
- Eklund, G.: Position sense and state of contraction; the effects of vibration. J. Neurology, Neurosurgery and Psychiatry 35, 606-611 (1972).
- English, H.B. and A.C. English: A comprehensive dictionary of Psychological and Psychoanalytical terms (1968). David McKay Company, Inc. New York.
- Ettlinger, G.: Cross-modal transfer of training in monkeys. Behav. 16, 56-65 (1960).
- Fischer, M.H.: Messende Untersuchungen über die Gegenrollung der Augen und die Lokalisation der scheinbaren Vertikalen bei seitlicher Neigung (des Kopfes, des Stammes und des Gesamtkörpers). Graef. Arch. 118, 633-680 (1927).
- : Messende Untersuchungen über die Gegenrollung der Augen und der Lokalisation der scheinbaren Vertikalen bei seitlicher Neigung des Gesamtkörpers bis zu 360°. II. Mitt.: Untersuchungen an Normalen. Graef. Arch. 123, 476-508 (1930a).

- : Messende Untersuchungen über die Gegenrollung der Augen und die Lokalisation der scheinbaren Vertikalen bei seitlicher Neigung des Körpers, Kopfes und Stammes. III. Mitt.: Untersuchungen an einem Ertaubten mit Funktionsuntüchtigkeit beider Vestibularapparate und einem einseitig Labyrinthlosen. Graef. Arch. 123, 509-531 (1930b).
- Fredrickson, J.M., Figge, U., Schneid, P. and H.H. Kornhuber: Vestibular nerve projection to the cerebral cortex of the Rhesus monkey. Exp. Brain Res. 2, 318-327 (1966).
- Friedmann, G.: The influence of unilateral labyrinthectomy on orientation in space. Acta oto-laryngol. 71, 289-298 (1971).
- Fry, C.L. and R.B. Craven: A developmental examination of visual and of active and passive tactual horizontal-vertical illusions. J. Genetic Psychol. 121, 127-132 (1972).
- Gernandt, B.E.: Vestibular mechanisms. Handb. Physiol., Sect. I, Neurophysiol. Vol I, 549-564 (1959), Field, Magoun, Hall (Eds.). Am. Physiol. Soc. Washington D.C.
- Gibson, J.J.: Observations on active touch. Psychol. Rev. 69, 477-491 (1962).
- and O.H. Mowrer: Determinants of the perceived vertical and horizontal. Psychol. Rev. 45, 300-323 (1938).
- Gilden, L., Vaughan, H.G., Jr. and L.D. Costa: Summated human EEG potentials with voluntary movement. Electroenceph. clin. Neurophysiol. 20, 433-438 (1966).
- Goldring, S., Aras, E. and P.C. Weber: Comparative study of sensory input to motor cortex in animals and man. Electroenceph. clin. Neurophysiol. 29, 537-550 (1970).
- and R. Ratcheson: Human motor cortex: Sensory input data from single neuron recordings, Science 175, 1493-1495 (1972).
- Goodwin, G.M., McCloskey, D.I. and P.D.C. Matthews: Proprioceptive illusions induced by muscle vibration: Contribution by muscle spindles to perception? Science 175, 1382-1384 (1972).
- Graybiel, A. and R.S. Kellogg: Inversion illusion in parabolic flight: its probable dependence on otolith function. Aerosp. Med. 38, 1099-1103 (1967).
- , Miller, E.F., Billingham, J. et al.: Vestibular experiments in gemini flights V and VII. Aerosp. Med. 38, 360-369 (1967).
- , Miller, E.F., Newsom, B.D. and R.S. Kennedy: The effect of water immersion on perception of the oculogravic illusion in normal and labyrinthine-defective subjects. Acta oto-laryngol. 65, 599-610 (1968).
- Groberg, D.H., Dustman, R.E. and E.C. Beck: The effect of body and head tilt in the perception of vertical: Comparison of body and head tilt with left and right handed, male and female subjects. Neuropsychologia 7, 89-100 (1969).

- Hassler, R.: Forels Haubenfaszikel als vestibuläre Empfindungsbahn mit Bemerkungen über einige andere sekundäre Bahnen des Vestibularis und Trigeminus. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. 180, 23-53 (1948).
- Hazlewood, V. and G. Singer: Kinesthetic orientation judgments during lateral head, body and trunk tilt. Percept. and Psychophysics 5, 141-142 (1969).
- Holst, v. E.: Zentralnervensystem. Das Muskelspindelssystem der Säuger. Fortschr. Zool. 10, 381-390 (1956).
- : Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. Z. vergl. Physiol. 32, 60-120 (1950).
- Howard, I.P. and V.B. Templeton: Human spatial orientation. J. Wiley & Sons, London, New York, Sydney (1969).
- Jones, C.G. and T.P.S. Powell: Anatomical organization of the somatosensory cortex. In: Handb. Sens. Physiol., Somatosensory System, Springer Verlag Heidelberg, New York, A. Iggo (Ed.), 2, 579-620 (1973).
- Kapteyn, T.S. and G. de Wit: Posturography as an auxiliary in vestibular investigation. Acta oto-laryngol. 73, 104-111 (1972).
- Kato, M. and J. Tanji: Conscious control of motor units of human finger muscles. Excerpta Medica, Int. Congr. Amsterdam, Ser. No. 253 (1971).
- and - : Cortical motor potentials accompanying volitionally controlled single motor unit discharges in human finger muscles. Brain Res. 47, 103-111 (1972).
- Kimura, D.: The asymmetry of the human brain. Sci. Amer. 228, 70-78 (1973).
- Kinsbourne, M.: Eye and head turning indicates cerebral lateralization. Science 176, 539-541 (1972).
- Kleint, H.: Versuche über die Wahrnehmung. Z. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane 140, 109-138 (1937).
- Kornhuber, H.H.: Tastsinn und Lagesinn. In: Physiologie des Menschen, Bd. 11, Gauer, Kramer, Jung (Eds.), Verlag Urban u. Schwarzenberg, München, Berlin, Wien (1972).
- und J.C. Aschoff: Somatisch-vestibuläre Integration an Neuronen des motorischen Cortex. Naturwiss. 51, 62-63 (1964).
- Lamarre, Y. et J. Liebeskind: Projections des afférences d'origine musculaire au niveau du cortex sensori-moteur chez le Singe. J. Physiol. (Paris) 57, 259 (1965).
- McFarland, J.H., Werner, H. and S. Wapner: The effect of postural factors on the distribution of tactual sensitivity and the organisation of tactual-kinesthetic space. J. exp. Psychol. 63, 148-154 (1962).

- and F. Clarkson: Perception of orientation: Adaptation to lateral body-tilt. Amer. J. Psychol. 79, 265-271 (1966).
- McCloskey, D.J.: Differences between the senses of movement and position shown by the effects of loading and vibration of muscles in man. Brain Res. 63, 119-131 (1973).
- Millar, J.: Joint afferent fibers responding to muscle stretch, vibration and contraction. Brain Res. 63, 380-383 (1973).
- Millar, S.: The development of visual and kinesthetic judgments of distance. Br. J. Psychol. 63, 271-282 (1972).
- Miller, E.F. and A. Graybiel: Role of the otolith organs in the perception of horizontality. NASA Rep. 80, March 1963, NASA Order No. R-37, Naval School of Aviation Medicine.
- and - : Magnitude of gravito-inertial force, an independent variable in egocentric visual localization of the horizontal. J. exp. Psychol. 71, 452-460 (1966).
- , Fregly, A.R., van den Brink, G. and A. Graybiel: Visual localization of the horizontal as a function of body tilt up to $\pm 90^\circ$ from gravitational vertical. NSAM-942, NASA Order No. R-47, Naval School of Aviation Medicine (1965).
- , Fregly, A.R. and A. Graybiel: Visual horizontal perception in relation to otolith function. NAMI-989, NASA Order No. R-93, Naval Aerospace Medical Institute, Pensacola (1966).
- and A. Graybiel: Experiment M-131-Human vestibular function. Aerosp. Med. 44, 593-608 (1973).
- Müller, L.A. und K. Vetter: Die Abhängigkeit der Handgeschicklichkeit von anatomischen und physiologischen Faktoren. Z. Arbeitsphysiol. 15, 255-263 (1954).
- Ormsby, C.C. and L.R. Young: Nonlinear model for the perception of static orientation. NASA Grant NGR 22-009-701. In: Mechanisms of spatial perception and orientation as related to gravity (Ed.: H. Schöne), Fortschr. Zool. 23/1 (1974).
- Oscarsson, O. and J. Rosén: Projection to cerebral cortex of large muscle-spindle afferents in forelimb nerves of the cat. J. Physiol. 169, 924-945 (1963).
- and - : Short latency projections to the cat's cerebral cortex from skin and muscle afferents in the contralateral forelimb. J. Physiol. 182, 164-184 (1966).
- Passey, G.E.: The perception of the vertical: IV. Adjustment to the vertical with normal and tilted visual frames of reference. J. exp. Psychol. 40, 738-745 (1950).
- and F.E. Guedry: The perception of the vertical: II. Adaptation effects in four planes. J. exp. Psychol. 39, 700-707 (1949).

- Pearson, R.G. and G.T. Hantz: Role of postural experiences in proprioceptive perception of verticality. *J. exp. Psychol.* 59, 425-428 (1960).
- Penfield, W.: Vestibular sensation and the cerebral cortex. *Annal. Otol.* 66, 691-698 (1957).
- Philipps, C.G., Powell, T.P.S. and M. Wiesendanger: Projection from low-threshold muscle afferents of hand and forearm to area 3a of baboon's cortex. *J. Physiol.* 210, 58 P (1970).
- Rock, I. and J. Victor: Vision and touch: An experimentally created conflict between the two senses. *Science* 143 (1964).
- Rohlf, F.I. and R. R. Sokal: Statistical tables. W.H. Freeman & Company, San Francisco (1969).
- Romberg, v. G., v. Holst, E. und W. Duden: Über Zusammenhänge zwischen Wahrnehmung und objektivem Geschehen bei Wechselfeldstimulation des Vestibularapparates und optokinetischer Pendelstimulation der Retina. *Pflügers Arch.* 254, 98-106 (1951).
- Rose, J.E. and V.B. Mountcastle: Touch and kinesthesia. *Handb. of Physiol.*, Sect. I.: Neurophysiol. 1, 387-429 (1959). I. Field, H.W. Magoun, V.E. Hall (Eds.), *Am. Physiol. Soc. Washington D.C.*
- Ruch, Th. C.: The nervous system: Sensory functions. In: J.E. Fulton (Ed.) *A textbook of Physiology*, 292-314 (1950).
- Sachs, M. und J. Meller: Untersuchungen über die optische und haptische Lokalisation bei Neigungen um eine sagittale Achse. *Z. Psychol.* 31, 89-109 (1903).
- Sandström, C.I.: Taktil-kinestetisk bestämning av lodlinjen med sidolutat huvud. *Nordisk Psychologi (Kopenhagen)* 4, 156-165 (1952).
- : Sex differences in tactual-kinesthetic and visual perception of verticality. *Quart. J. exp. Psychol.* 8, 1-7 (1956).
- : The lability of the tactile-kinesthetic framework. *Quart. J. exp. Psychol.* 11, 33-38 (1959).
- Schöne, H.: Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Augenrollung und auf die Wahrnehmung der Lage im Raum. *Z. vergl. Physiol.* 46, 57-87 (1962).
- : On the role of gravity in human spatial orientation. *Aerosp. Med.* 35, 764-772 (1964).
- , Parker, D.E. and H.G. Montag: Subjective vertical as a function of body position and gravity magnitude. *Naturwiss.* 11, 288-289 (1967).
- and H.A. Udo de Haes: Perception of gravity-vertical as a function of head and trunk position. *Z. vergl. Physiol.* 60, 440-444 (1968).

- and - : Space orientation in humans with special reference to the interaction of vestibular, somæsthetic and visual inputs. Biokybernetik, Bd. III, Mat. d. 2. Internat. Sympos. Leipzig 1969; H. Drischel u. N. Tiedt (Eds.), Gustav Fischer Verlag Jena. (1971).
- and N.J. Wade: The influence of force magnitude on the perception of body position. II. Effect of body posture. Br. J. Psychol. 62, 347-352 (1971).
- Schwarz, D.W.F. and J.M. Fredrickson: Rhesus monkey vestibular cortex: A bimodal primary projection field. Science 172, 280-281 (1971).
- Skoglund, S.: Anatomical and physiological studies of knee joint innervation in the cat. Acta Physiol. Scand. 36, Suppl. 124 (1956).
- Solley, C.M.: Influence of head tilt, body tilt, and practice on reduction of error in perception of the postural vertical. J. Gener. Psychol. 62, 69-74 (1960).
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf: Biometry; W.H. Freeman & Co., San Francisco (1969).
- Udo de Haes, H.A.: Interaction between visual and gravireceptor stimulation with respect to the apparent vertical. Unveröffentl. Diss., Leiden (1970a).
- : Stability of apparent vertical and ocular countertorsion as a function of lateral tilt. Perception and Psychophysics 8, 137-142 (1970b).
- Wade, N.J.: Visual orientation during and after lateral head, body, and trunk tilt. Perception and Psychophysics 3, 215-219 (1968).
- : The interaction of postural systems in visual orientation. Perception and Psychophysics 6, 309-310 (1969).
- : The effect of water immersion on perception of the visual vertical. Br. J. Psychol. 64, 351-361 (1973).
- and R.H. Day: Apparent head position as a basis for a visual after-effect of prolonged head tilt. Perception and Psychophysics 3, 324-326 (1968).
- and H. Schöne: The influence of force magnitude on the perception of body position. I. Effect of head posture. Br. J. Psychol. 62, 157-163 (1971).
- Wapner, S. and H. Werner: Experiments on sensory-tonic field theory of perception: V. Effect of body status on the kinæsthetic perception of verticality. J. exp. Psychol. 44, 126-131 (1952).

Werner, G. and Whitsel, B.L.: Functional organization of the somatosensory cortex. In: Handb. of Sensory Physiology, Vol. 2, 621-700, Somatosensory System, A. Iggo (Ed.), Springer Verlag Heidelberg, New York (1973).

Werner, H., Wapner, S. and K.A. Chandler: Experiments on sensory-tonic field theory of perception: II. Effect of supported and unsupported tilt of the body on the visual perception of verticality. J. exp. Psychol. 42, 346-350 (1951).

Witkin, H.A.: Perception of body position and of the position of the visual field. Psych. Monogr., General and Applied 63 (7) (1949).

Abbildungen

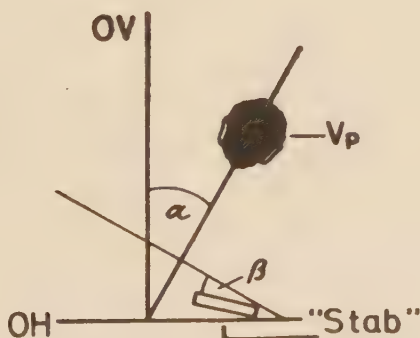


Abb. 1

Vp = Versuchsperson
 OV = Objektive Vertikale
 OH = Objektive Horizontale
 α = Winkel Vertikale/Sagittalebene der Vp
 β = Winkel Stab/Transversalebene der Vp
 (Vgl. S.12, "Definitionen und Abkürzungen".)

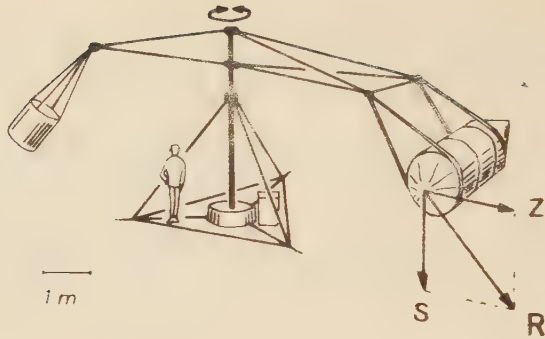


Abb. 2

Schema der Seewiesener Zentrifuge

S = Schwerkraft

Z = Zentrifugalkraft

R = Resultierende



Abb. 3

"Drehbett" in der Zentrifugengondel.
(Beschreibung s.S.13.)

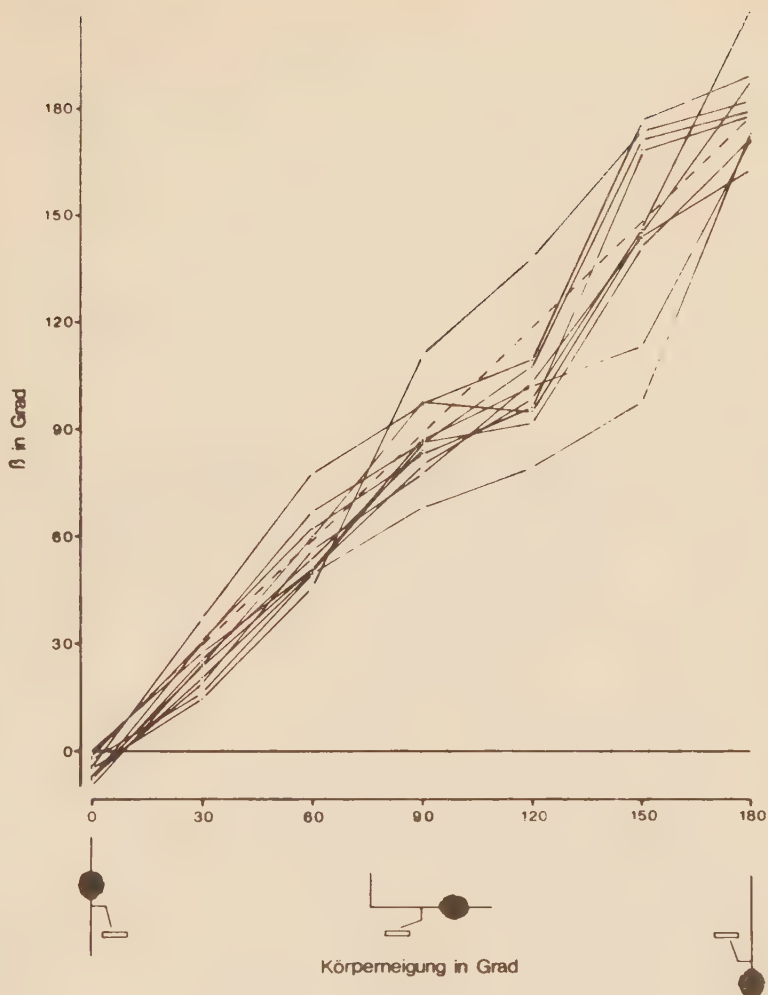


Abb. 4

T.-k. SH-Werte (β) als Funktion der Körperneigung (α) von 10 (bzw. 11) Vpn bei 1,0 g. Jeder Kurvenpunkt = Mittelwert von 80, in Serien von je 20 gemessenen Einzelwerten. Die gestrichelte Gerade entspricht den objektiv "richtigen" Werten, d.h., den in jeder Lage genau horizontal (senkrecht zur Schwerkraft) gerichteten Einstellungen.

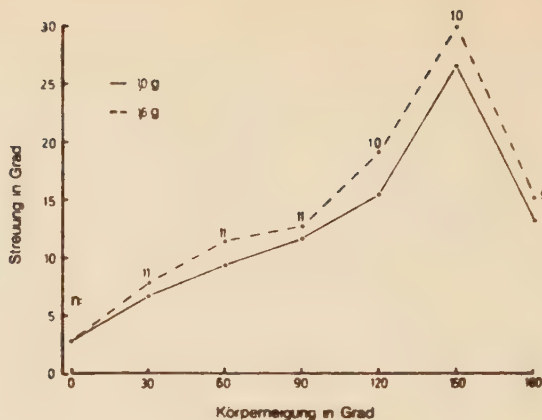


Abb. 5

Interindividuelle Streuung der t.-k. SH in Abhängigkeit von α bei normaler und bei erhöhter Schwerkraft. Jeder Kurvenpunkt zeigt, wie stark in jeder Lage (α) die individuellen β -Mittelwerte (1 pro Vp) um den allen Vpn gemeinsamen Mittelwert (Abb. 7) streuen.

(Standardabweichung nach $s = \sqrt{\frac{1}{n-1} \cdot \sum (x_i - \bar{x})^2}$)
 n = Anzahl der Vpn.

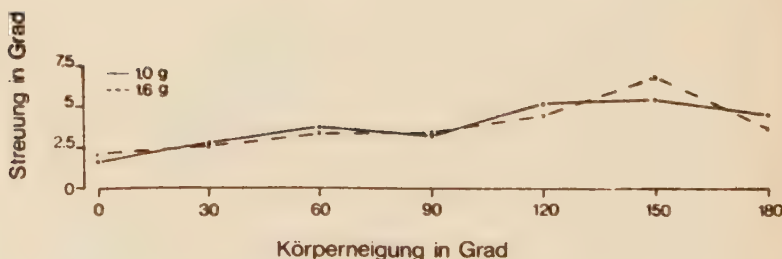


Abb. 6

Intraindividuelle Streuung der t.-k. SH in Abhängigkeit von α bei normaler und bei erhöhter Schwerkraft. Jeder Kurvenpunkt = Mittelwert von 11 (bzw. 10, bzw. 9, dieselben n wie in Abb. 5) individuellen Standardabweichungen, diese wiederum aus 20 "quergemittelten" Daten berechnet.

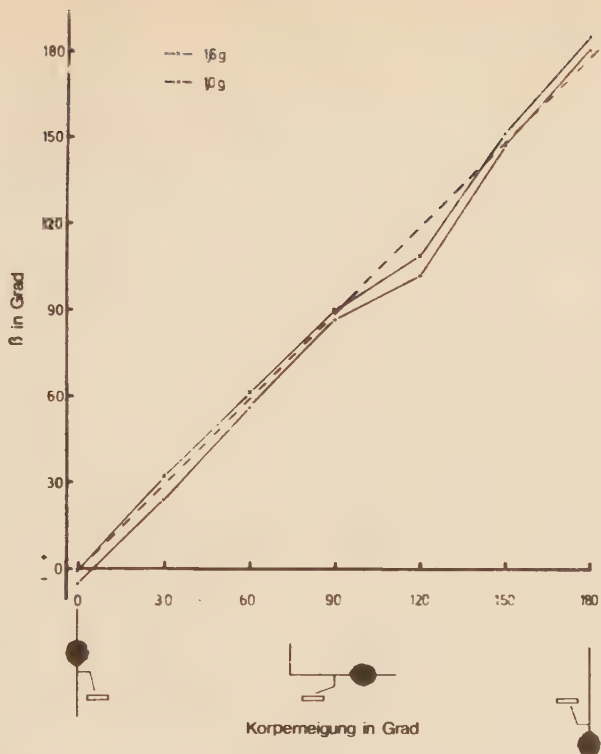


Abb. 7

T.-k. SH in Abhängigkeit von α bei normaler und bei erhöhter Schwerkraft, Mittelwerte. Jeder Kurvenpunkt = Mittelwert aus 11 (bzw. 10, bzw. 9 = Anzahl der Vpn) $\times$ 80 Einzelwerten. Gestrichelte Gerade = OH. (Die untere Kurve ist eine Zusammenfassung der Einzelkurven aus Abb. 4.)

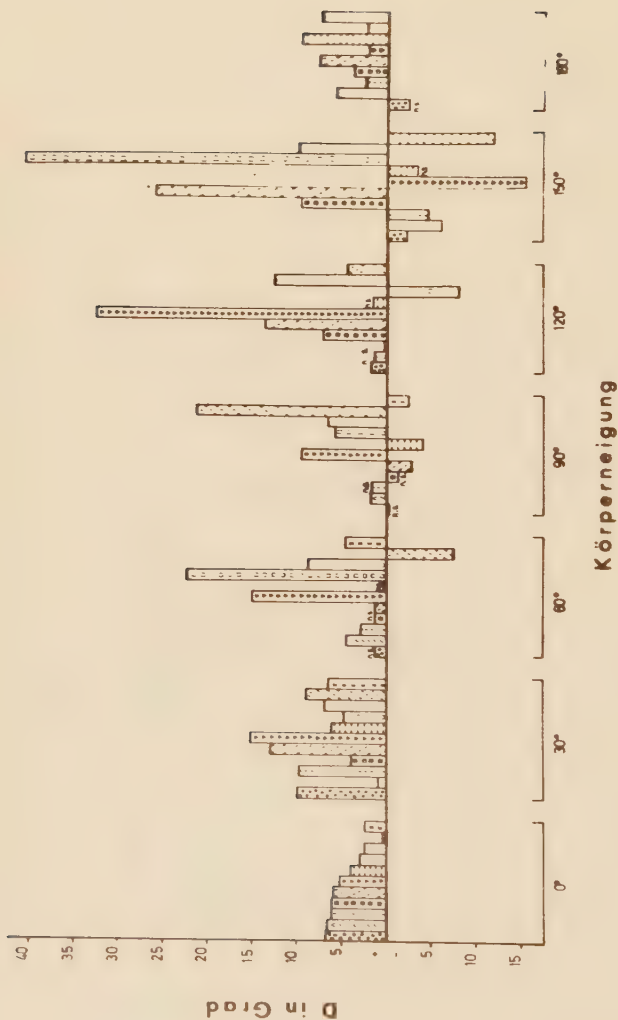


Abb. 8

Reaktionen auf Zentrifugieren in Abhängigkeit von α (Dn). Die Höhe eines Blocks stellt den Unterschied zwischen den 3-Mittelwerten (aus 80 Einzelwerten) bei normaler und bei erhöhter Schwerkraft dar. + = bei Zentrifugieren Einstellung gegen den Uhrzeigersinn verändert, - = Einstellung im Uhrzeigersinn verändert. Jede Vp ist mit einem eigenen Symbol gekennzeichnet, so daß der Verlauf der Einzelreaktionen in den verschiedenen Lagen verfolgt werden kann. Nicht signifikante Dn sind mit "n.s." bezeichnet.

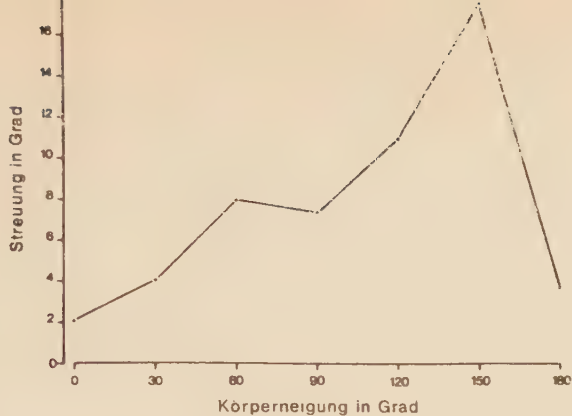


Abb. 9

Streuung der individuellen D_n in Abhängigkeit von α . Jeder Kurvenpunkt zeigt, wie stark die einzelnen D_n (aus Abb. 8) um einen berechneten mittleren D -Wert streuen, d.h., wie groß die individuellen Unterschiede in der Reaktion auf Zentrifugieren in den verschiedenen Lager sind.

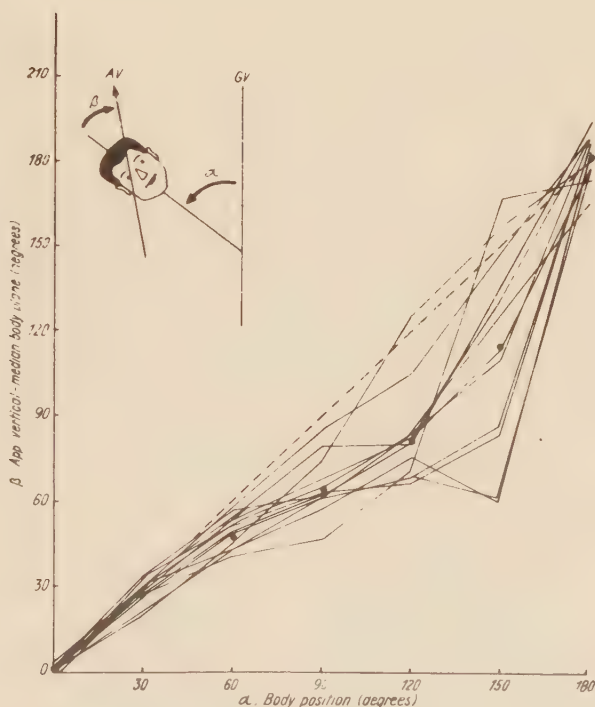


Abb. 10

Visuelle SV (β) als Funktion von α , individuelle Kurven von 13 Vpn (Udo de Haes 1970a). Die für jede Lage (α) berechneten Mittelwerte ergeben die großen Punkte. Werden diese miteinander verbunden, so ergibt sich eine gebogene, im unteren Teil sinusartig verlaufende Kurve. Gestrichelte Gerade = OV.

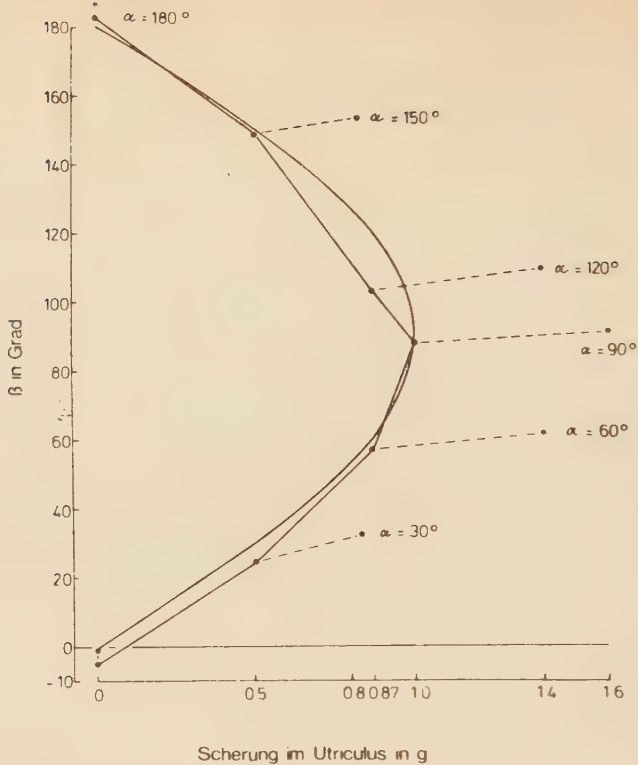


Abb. 11

Mittlere β -Werte als Funktion der (seitlichen) Scherung in den Utriculi aufgetragen. Scherung berechnet nach $S = g \times \sin \alpha$. Die durchgezogene Kurve gibt die berechneten Werte der OH wieder, d.h. $\beta = \alpha$, wobei α durch den entsprechenden Scherungsbetrag beschrieben ist. Kurvenpunkte (große Punkte) = Mittelwerte von allen Vpn (dieselben wie in Abb. 7) bei normaler Schwerkraft. Die gestrichelten Geraden verbinden diese mit den β -Werten bei erhöhter Schwerkraft in denselben Lagen. - Die Meßwerte liegen deutlich näher an der OH-Kurve als an einer scherungsproportionalen Geraden.



Abb. 12

Verschiedene Auswirkungen des Zentrifugierens auf SH-Einstellungen mit der linken und mit der rechten Hand: dünne Pfeile = auf die Hand direkt, Doppelpfeile = über das Labyrinth.

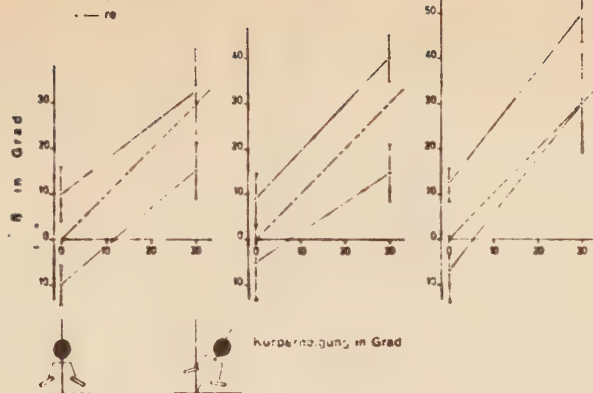


Abb. 13

T.-k. SH-Kurven in Abhängigkeit von α von 3 Vpn bei normaler Schwerkraft, rechts- und linkshändige Einstellungen. Jeder Kurvenpunkt = Mittelwert aus 2 "Oben-" und 2 "Unten-Serien" (jede Serie = 20 Daten). - Standardabweichungen von 80 Einzelwerten. Gestrichelte Gerade = OH.

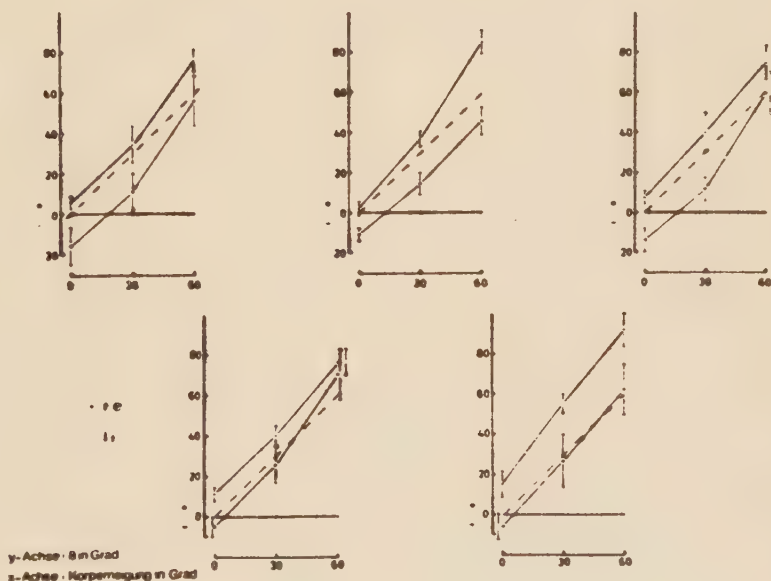


Abb. 14

T.-k. SH-Kurven bei 1,0 g, links- und rechtshändig, von 5 Vpn. 3 Lagen (α) zum Vergleich der Steigungen in der Regressionsanalyse. Jeder Kurvenpunkt = Mittelwert von 80 Einzelwerten, dazu die entsprechenden Standardabweichungen. (Linkshändig = nur von "Oben-Serien", rechtshändig = nur von "Unten-Serien".)

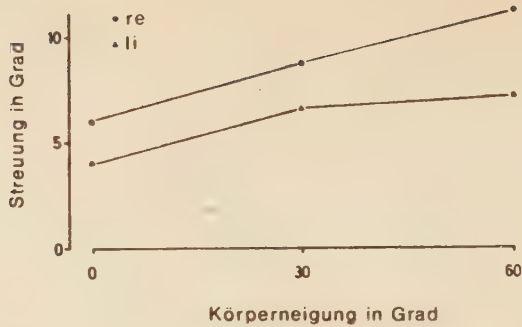
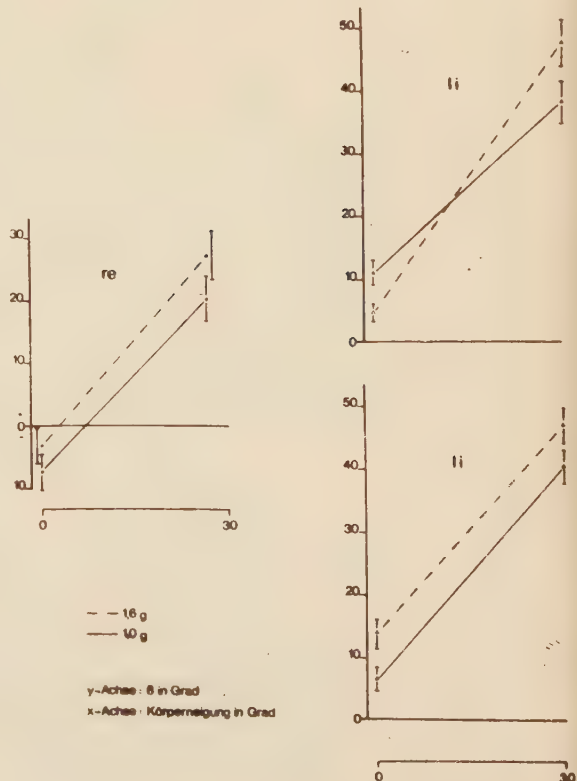


Abb. 15.

Streuung der SH-Werte bei rechts- und links-
händiger Einstellung in Abhängigkeit von α
Jeder Kurvenpunkt = Mittelwert von 5 indivi-
duellen Standardabweichungswerten (diese je-
weils von 80 Einzelwerten).

Abb. 16

SH-Kurven in Abhängig-
keit von α bei norma-
ler und erhöhter Schwer-
kraft. Linkes Bild =
rechtshändige Einstel-
lungen, rechte Bilder =
linkshändige. Die links-
händigen Werte sind auf-
geteilt nach Versuchen,
die bei Zentrifugieren
in α_0 eine D+ (= gegen
den Uhrzeigersinn, un-
teres Bild) und solche,
die eine D- (= im Uhr-
zeigersinn, oberes Bild)
bringen (s.Text).-
Jeder Kurvenpunkt, rechts-
händig = Mittelwert aus
240 Einzelwerten (3 Vpn),
linkshändig = Mittelwert
aus 120 Einzelwerten (die-
selben 3 Vpn). Streuungs-
werte = Mittelwerte der
individuellen Standardab-
weichungen von "querge-
mittelten" Daten (also
ein intraindividuelles
Maß).



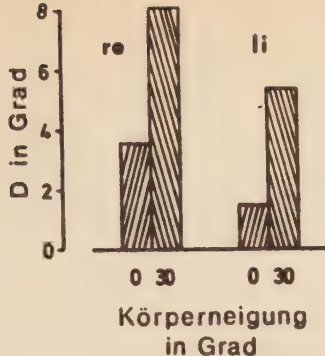


Abb. 17

Reaktion auf Zentrifugieren (D) bei Einstellungen mit der rechten und mit der linken Hand in α_0 und α_{30} . Höhe eines Blocks = Mittelwert der Dn von 5 Vpn (unter Berücksichtigung des Vorzeichens, im Mittel nur D+). - Vergleiche den Unterschied zwischen dem α_0 -Wert und dem α_{30} -Wert rechts einerseits mit dem Unterschied zwischen dem α_0 -Wert und dem α_{30} -Wert links andererseits. (In einen direkten Vergleich zwischen den "rechten" und den "linken" Blöcken geht der Effekt der Handhaltung mit ein - oben, bzw. unten - d.h., daß er für die hier untersuchte Variable ungeeignet ist. Bei der statistischen Auswertung wurde das berücksichtigt.)

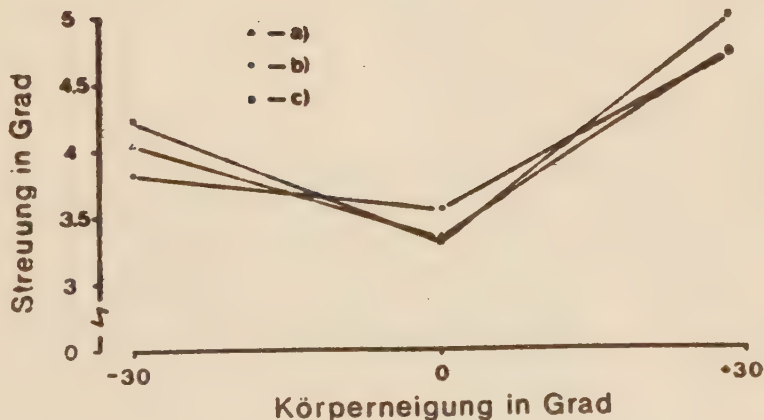


Abb. 19

Intraindividuelle Streuungen unter 3 Belastungsbedingungen in 3 Lagen (α). Jeder Kurvenpunkt = Mittelwert von 4 (Serien) x 5 (Vpn) individuellen Standardabweichungswerten.

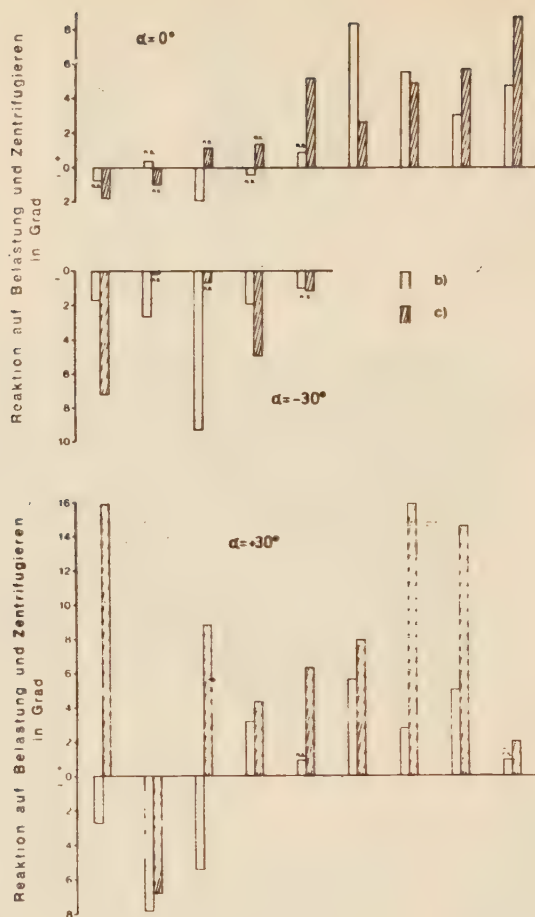


Abb. 18

Reaktionen auf Handbelastung (b) und Zentrifugieren (c) in $\alpha = 0^\circ, -30^\circ$ (oberes Bild), $+30^\circ$ (unteres Bild) von 9, bzw. 5 Vpn. Jeder Block stellt die Differenz zwischen der Einstellung unter Bedingung b), bzw. c) und der unter Bedingung a) (1,0 g ohne Belastung) in Ausmaß und Richtung dar. Jeder Block = Mittelwert aus 80 Einzelwerten. Nicht signifikante Reaktionen sind mit "n.s." gekennzeichnet.

Lebenslauf

29. 7. 1942 geboren in Göttingen als Tochter des Kunstmalers Hermann Fitger und seiner Ehefrau Hildegard, geb. Fritze. Aufgewachsen in Bremen.
- 1949 - 1955 Besuch der Grundschule in Bremen.
- 1955 - 1962 Besuch des mathematisch-naturwissenschaftlichen und neusprachlichen Gymnasiums Karlstr. in Bremen.
- März 1962 Abitur am Gymnasium Karlstr. in Bremen.
- Nov. 1962 - .
- Juli 1963 Studium der Botanik, Zoologie, Chemie, Physik an der Universität Hamburg.
- Nov. 1963 -
- Juli 1968 Studium der Botanik, Zoologie, Chemie an der Universität München.
- 1968 - 1970 Beginn einer Dissertation über optische und Schwerkraftorientierung von Fischen am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie Seewiesen.
- 1970 - 1974 Dissertation über taktil-kinaesthetische Raumorientierung von Menschen am M.P.I.V. Seewiesen.

